

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID**

**FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS**

**DEPARTAMENTO DE PALEONTOLOGÍA**



**TESIS DOCTORAL**

**Estudio de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones  
(Torrejón de Velasco, Madrid): aportación a la filogenia y evolución de  
la familia hyaenidae**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTORA

PRESENTADA POR

**Susana Fraile Gracia**

Director

**Jorge Morales Romero**

Madrid, 2016



DEPARTAMENTO DE PALEOBIOLOGÍA  
MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES, CSIC

DEPARTAMENTO DE PALEONTOLOGÍA  
FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS  
UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

2015

ESTUDIO DE *PROTICTITHERIUM CRASSUM* DEL CERRO DE LOS BATALLONES (TORREJÓN DE VELASCO, MADRID):  
APORTACIÓN A LA FILOGENIA Y EVOLUCIÓN DE LA FAMILIA HYAENIDAE

S. FRAILE GRACIA



# ESTUDIO DE *PROTICTITHERIUM CRASSUM* DEL CERRO DE LOS BATALLONES (TORREJÓN DE VELASCO, MADRID): APORTACIÓN A LA FILOGENIA Y EVOLUCIÓN DE LA FAMILIA HYAENIDAE

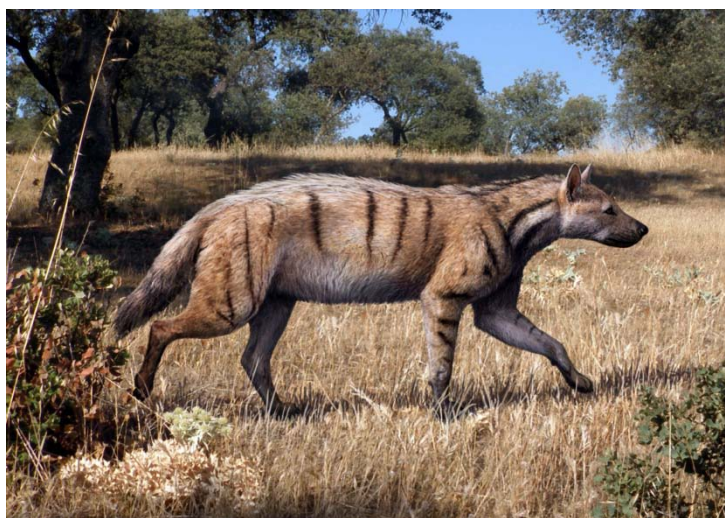
Tesis Doctoral  
**Susana Fraile Gracia**

Director: Jorge Morales Romero

Madrid, 2015



# ESTUDIO DE *PROTICTITHERIUM CRASSUM* DEL CERRO DE LOS BATALLONES (TORREJÓN DE VELASCO, MADRID): APORTACIÓN A LA FILOGENIA Y EVOLUCIÓN DE LA FAMILIA HYAENIDAE.



*Reconstrucción de Protictitherium crassum del sistema de yacimientos del Cerro de los Batallones.  
Ilustración de Mauricio Antón*

## TESIS DOCTORAL

SUSANA FRAILE GRACIA

MADRID, OCTUBRE 2015

Director: Jorge Morales Romero



DEPARTAMENTO DE PALEOBIOLOGÍA  
MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES  
CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS



DEPARTAMENTO DE PALEONTOLOGÍA  
FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS  
UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID







**D. Jorge Morales Romero**, Profesor Investigador del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas

HACE CONSTAR

Que la Tesis Doctoral titulada **“ESTUDIO DE *PROTICTITHERIUM CRASSUM* DEL CERRO DE LOS BATALLONES (TORREJÓN DE VELASCO, MADRID): APORTACIÓN A LA FILOGENIA Y EVOLUCIÓN DE LA FAMILIA HYAENIDAE”**, presentada por **D<sup>a</sup> SUSANA FRAILE GRACIA** ha sido realizada dentro del Programa de Doctorado de Paleontología bajo su dirección y a su juicio reúne los requisitos para su defensa y aprobación.

Madrid, a 20 de Octubre de 2015

Fdo.: Jorge Morales Romero  
Director de la Tesis Doctoral





***A mi madre y  
a mi familia***

***A Lu  
A mis amigos***



*Dibujo de Redouan Hajjaji. Marzo 2015.*





# AGRADECIMIENTOS

---

A lo largo de estos años, demasiados, han sido muchas las personas que me han acompañado, apoyado, animado y ayudado en esta dura tarea de realizar, y sobre todo, “finalizar” la presente Tesis Doctoral.

Mi mayor agradecimiento es, sin lugar a duda, para mi familia, para mis padres y hermanas que siempre han estado a mi lado y me ha aguantado más que nadie cada día. Por su inmenso cariño y su apoyo incondicional. Les agradezco todo lo que me han enseñado y todo lo que me han dado, que ha sido muchísimo. También, a mis sobrinos por arrancarme constantes sonrisas. En especial, quiero agradecer a mi querida madre que permanentemente me transmitió su fuerza y energía, su optimismo, sus buenos consejos y su amor eterno.

A nivel profesional, mi más sincera gratitud a mi director de tesis, Jorge Morales, primero por permitirme comenzar la tesis doctoral bajo su cargo, y sobre todo y mucho más importante, por consentir que la terminara. Durante estos largos años me ha enseñado y formado como paleontóloga. Su ayuda prestada ha sido muy importante para mí.

Quiero agradecer a los miembros del tribunal de esta tesis por aceptar formar parte y por dedicar parte de su tiempo a la lectura y valoración de la misma.

También a los revisores externos por su amabilidad y premura en la realización de los informes.

Durante estos largos años he tenido la gran suerte de conocer a numerosas personas que me han apoyado y han estado a mi lado.

A mi tutora, María Ángeles Álvarez Sierra, muchísimas gracias por tus constantes ánimos para que continuara y no desesperara en el intento, también por tu cariño y confianza en mí.

A Pablo Peláez-Campomanes, por su amistad durante todos estos años y por su inestimable ayuda, porque siempre tuvo un momento para escucharme y aconsejarme. Su enorme paciencia y apoyo han sido muy importantes.

Quiero destacar mi especial gratitud a Remmert Daams y a Dolores Soria, que me acompañaron en mi primera etapa en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN) y que, desgraciadamente, nos dejaron hace algunos años.

A los investigadores del Departamento de Paleontología del MNCN, mi segunda casa, con los que he compartido algún tipo de vivencia, a Emiliano Aguirre, Maite

Alberdi, Carmen Sesé, Borja Sanchíz, Ana Mazo, Carmen Diéguez, Yolanda Fernández Jalvo, Markus, Antonio Rosas, Fabien y Raquel. También a los investigadores del Departamento de Geología del MNCN Carlos Martín Escorza y Cari Zazo, y a José Luis Goy de la Universidad de Salamanca.

A mis grandes amigos Isabel, Beni y Lauro, con los que he podido compartir momentos maravillosos, muchas excavaciones y muchas risas.

También quisiera agradecer a Mauricio Antón, como ilustrador, por permitirme utilizar sus magníficas ilustraciones, pero sobre todo, le agradezco su gran amistad, su cariño, los buenos ratos, charlas y tantos consejos.

A mis buenos amigos y compañeros de excavación y de confesiones Vicky e Israel García Paredes por su ayuda y sus valiosos consejos.

A los geólogos Javito, Sergio, Kike, Rafa, Teresa, Sole C., Pablo Silva, Nieves y Lu, con los que tuve el placer de compartir muchos buenos momentos y ratos de quiosquillo.

A mis primeros compañeros de despacho, Manuel Nieto, Israel Sánchez y Manuel Salesa.

También quiero agradecer su apoyo y sus enormes muestras de cariño a mis jóvenes compañeros del MNCN que, en estos últimos años, me han ofrecido su inestimable e inmensa ayuda en distintos aspectos de la tesis y de la vida en general, y que sin ellos probablemente no hubiera llegado hasta aquí. Mi especial e infinito agradecimiento en primer lugar a Adri, Vero, Mary, Enrique, Oscar, Gema, Alberto, Dani Hontecillas y Adrian. También a Blanca, Cayetana, Patricia, Paloma, Ana Rosa, Mirian, Laura B., Sole D., Laura D., Juan L. Cantalapiedra, Javi y Johnattan.

También a mis amigas Lola y Dores, y a mis compañeros Juan Abella, Gema Siliceo y Almudena.

Como mi andadura en la investigación ha sido larga, varias personas me han proporcionado su ayuda como conservadores de la Colección de Paleontología de Vertebrados y de Prehistoria del MNCN, Luis Alcalá, Begoña Sánchez y Patricia Pérez, a esta última además quiero agradecer su amistad y su incalculable ayuda.

Quiero agradecer también a las restauradoras del MNCN, Blanca y Paloma, por su enorme trabajo de restauración y sus consejos en la restauración del material fósil, y por qué no, por alguna regañina que otra. De ellas he aprendido mucho sobre conservación y restauración de restos fósiles.

A Enrique, que sobre todo en los últimos años, me restauró mucho material fósil que estaba arrinconado y olvidado en los cajones y, sobre todo, porque siempre logró hacerme reír.



A Jesús Muñoz y Fernando Señor del Servicio de Fotografía del MNCN.

A Cristina Paradela del Servicio de Técnicas No Destructivas: Microscopía Electrónica y Confocal y Espectroscopía del MNCN.

A Américo, Carmen y Tere de la tienda del MNCN, por su cariño y constantes ánimos.

A Juan Francisco Pastor quién también me proporcionó ayuda permitiéndome el acceso a las colecciones del Departamento de Anatomía Humana del Museo Anatómico de la Universidad de Valladolid.

A mis queridas amigas y compañeras de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid, en especial a Marisa y Ana Rodríguez, a Marisol Ureta, a Graciela, Alejandra, Carmen Arias y a todas aquellas personas del departamento que compartieron conmigo buenos momentos. También, a Manuel Hernández que me ha acompañado en muchas excavaciones y en muy buenos momentos, su amistad y apoyo han sido de gran ayuda. A Fernando García Joral y Gemma Martínez por su ayuda prestada en la tramitación de la Tesis Doctoral.

Quiero mostrar un agradecimiento muy especial a Lu, al que conocí y con el que participé en mis primeras campañas de excavación en los yacimientos de la Sierra de Atapuerca. Por tantos momentos compartidos, su amistad y cariño han sido muy importantes para mí, por su apoyo y su inestimable y extraordinaria ayuda.

A mis grandes amigas y compañeras de facultad Pili y Sonia, que continuamente me transmitieron su confianza y cariño.

Y a mis amigos (ajenos a la paleontología) que me han acompañado durante años y con los que he compartido muchos momentos divertidos y que siempre me animaron, en especial a Sarah, Eva, Santi, Yusa, Pepe, Carmen C., Charly, Marián, José, Víctor, Carmen R., Elisa, Paco, Toti, Elena, Perico, Luz, Mosta, Dani, Lauri, Curro, Natalia, Angelito y a Gorka, sin más.

En general a todos mis grandes amigos, me siento muy afortunada de contar con todos ellos, porque son lo más importante.

Probablemente alguna persona se me quede en el tintero, porque es complicado recordar a todos los que me han apoyado, a ellos también mi más sincero agradecimiento.

Y como no, por último y como no podía ser de otra manera, quiero mostrar también mi agradecimiento a todas aquellas personas que nunca confiaron en que pudiera terminar la presente Tesis Doctoral, porque de algún modo me dieron fuerza para poder llegar hasta aquí.

A todos, MUCHÍSIMAS GRACIAS.



# ÍNDICE

---

|   |    |
|---|----|
| RESUMEN   | 1  |
| ABSTRACT  | 5  |
| 1. INTERÉS Y OBJETIVOS  | 7  |
| 2. INTRODUCCIÓN: LA FAMILIA HYAENIDAE   | 13 |
| 2.1. DATOS GENERALES DE LA FAMILIA HYAENIDAE  | 15 |
| 2.2. RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LA FAMILIA HYAENIDAE                                       | 18 |
| 2.1.1. El registro fósil  | 22 |
| 2.3. MORFOTIPOS/ECOTIPOS DE LA FAMILIA HYAENIDAE  | 26 |
| 2.4. CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LAS HIENAS ACTUALES                                       | 28 |
| 2.4.1. Hiena manchada o moteada: <i>Crocuta crocuta</i> ERXLEBEN, 1777                      | 28 |
| 2.4.2. Hiena rayada: <i>Hyaena hyaena</i> LINNAEUS, 1758                                    | 31 |
| 2.4.3. Hiena parda: <i>Parahyaena brunnea</i> THUNBERG, 1820                                | 33 |
| 2.4.4. Proteles, Aardwolf o lobo de tierra: <i>Proteles cristatus</i> SPARRMAN, 1.783       | 35 |
| 2.5. RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LAS ESPECIES ACTUALES                                      | 37 |
| 2.6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS   | 41 |
| 3. EL SISTEMA DE YACIMIENTOS DEL CERRO DE LOS BATALLONES                                    | 47 |
| 3.1. SITUACIÓN GEOGRÁFICA   | 49 |
| 3.2. DESCUBRIMIENTO   | 50 |
| 3.3. CONTEXTO GEOLÓGICO   | 53 |
| 3.3.1. Geología general de la Cuenca de Madrid  | 53 |
| 3.3.2. Estratigrafía de la Cuenca de Madrid   | 56 |
| 3.3.3. El sistema de yacimientos del Cerro de los Batallones                                | 60 |
| 3.3.4. Estratigrafía del Cerro de los Batallones  | 61 |
| 3.3.5. Morfología, estratigrafía y litología de los yacimientos del Cerro de los Batallones | 63 |
| 3.3.6. Origen de los yacimientos del Cerro de los Batallones                                | 65 |
| 3.3.7. Edad de los yacimientos del Cerro de los Batallones                                  | 69 |



|          |   |     |
|----------|---|-----|
| 3.4.     | ASOCIACIÓN FAUNÍSTICA   | 71  |
| 3.5.     | REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS  | 74  |
| 4.       | METODOLOGÍA Y MATERIALES ESTUDIADOS                                   | 81  |
| 4.1.     | METODOLOGÍA   | 83  |
| 4.1.1.   | Nomenclatura de los elementos morfológicos del esqueleto              | 83  |
| 4.1.2.   | Medidas realizadas  | 89  |
| 4.1.3.   | Otras metodologías empleadas  | 99  |
| 4.2.     | MATERIALES ESTUDIADOS   | 100 |
| 4.2.1.   | Material actual   | 100 |
| 4.2.2.   | Material fósil  | 101 |
| 4.2.2.1. | <i>Protictitherium crassum</i> procedente del Cerro de los Batallones | 101 |
| 4.3.     | REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS  | 129 |
| 5.       | ANTECEDENTES Y ESTADO ACTUAL DEL GÉNERO <i>PROTICTITHERIUM</i>        | 131 |
| 5.1.     | ANTECEDENTES DEL GÉNERO <i>PROTICTITHERIUM</i>                        |     |
|          | KRETZOI, 1938   | 133 |
| 5.2.     | YACIMIENTOS DEL NEÓENO ESPAÑOL CON <i>PROTICTITHERIUM</i>             | 144 |
| 5.3.     | DISTRIBUCIÓN PALEOGEOGRÁFICA DEL GÉNERO <i>PROTICTITHERIUM</i>        | 151 |
| 5.4.     | REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS  | 153 |
| 6.       | SISTEMÁTICA   | 157 |
| 6.1.     | CRÁNEO  | 161 |
| 6.1.1.   | Descripción anatómica   | 162 |
| 6.1.2.   | Región auditiva   | 168 |
| 6.2.     | MANDÍBULA   | 173 |
| 6.2.1.   | Descripción anatómica   | 173 |
| 6.3.     | DENTICIÓN   | 179 |
| 6.3.1.   | Descripción dentición superior  | 179 |
| 6.3.2.   | Descripción dentición inferior  | 182 |
| 6.4.     | DISCUSIÓN SISTEMÁTICA   | 186 |
| 6.4.1.   | Dentición   | 186 |
| 6.4.2.   | Región auditiva   | 206 |
| 6.5.     | HÚMERO  | 209 |

|                                  |  |     |
|----------------------------------|--|-----|
| 6.6.                             | RADIO  | 216 |
| 6.7.                             | ULNA   | 220 |
| 6.8.                             | FÉMUR  | 224 |
| 6.9.                             | TIBIA  | 230 |
| 6.10.                            | FÍBULA   | 236 |
| 6.11.                            | COLUMNA VERTEBRAL  | 240 |
| 6.12.                            | ASTRÁGALOS Y CALCÁNEOS   | 250 |
|                                  | 6.12.1. Astrágalo  | 250 |
|                                  | 6.12.2. Calcáneo   | 250 |
| 6.13.                            | METÁCARPIANOS, METATARSIANOS, FALANGES Y<br>SESAMOIDEOS  | 256 |
| 6.14.                            | DISCUSIÓN: ANÁLISIS ESTADÍSTICOS   | 271 |
|                                  | 6.14.1. Resultados   | 272 |
| 6.15.                            | REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS   | 274 |
| <b>7. ANÁLISIS FILOGENÉTICOS</b> |  | 277 |
| 7.1.                             | ANÁLISIS 1: RELACIÓN DE <i>PROTICTITHERIUM CRASSUM</i><br>DENTRO DEL SUBORDEN FELIFORMIA BASADO EN CARACTERES<br>DE LA DENTICIÓN       | 279 |
|                                  | 7.1.1. Caracteres  | 280 |
|                                  | 7.1.2. Resultados  | 283 |
| 7.2.                             | ANÁLISIS 2: RELACIÓN DE <i>PROTICTITHERIUM CRASSUM</i><br>DENTRO DEL SUBORDEN FELIFORMIA BASADO EN CARACTERES<br>DE LA REGIÓN AUDITIVA | 287 |
|                                  | 7.2.1. Caracteres  | 287 |
|                                  | 7.2.2. Resultados  | 288 |
| 7.3.                             | ANÁLISIS 3: RELACIÓN DE <i>PROTICTITHERIUM CRASSUM</i><br>CON LA FAMILIA HYAENIDAE   | 294 |
|                                  | 7.3.1. Caracteres  | 295 |
|                                  | 7.3.2. Resultados  | 300 |
| 7.4.                             | REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS   | 303 |
| <b>8. PALEOBIOLOGÍA</b>          |  | 305 |
| 8.1.                             | ESTIMACIÓN DE LA MASA CORPORAL   | 307 |
|                                  | 8.1.1. Metodología empleada por Thackeray, J.F. y Kieser, J. A., 1992.   | 307 |

|   |     |
|---|-----|
| 8.1.2. Metodología empleada por Van Valkenburgh, B., 1990.  | 308 |
| 8.1.2.1. Longitud total del cráneo  | 309 |
| 8.1.2.2. Longitud del m1  | 310 |
| 8.1.3. Metodología empleada por Figueirido, B.; Pérez-Claros, J. A.; Hunt, R. M. Jr. y Palmqvist, P., 2011. | 310 |
| 8.1.3.1. Fémur  | 312 |
| 8.1.3.2. Húmero   | 312 |
| 8.1.4. Resultados   | 314 |
| 8.2. PROPORCIONES CORPORALES  | 316 |
| 8.2.1. Resultados   | 318 |
| 8.3. LOCOMOCIÓN: ESTUDIO DE LAS CINTURAS ESCAPULAR Y PÉLVICA  | 320 |
| 8.3.1. Resultados del estudio de las escápulas  | 324 |
| 8.3.2. Resultados del estudio de las pelvis   | 327 |
| 8.3.3. Discusión: Tipo de locomoción de <i>Protictitherium crassum</i>                                      | 331 |
| 8.3.4. Resultados   | 334 |
| 8.4. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS   | 336 |
| 9. CONCLUSIONES   | 341 |
| APÉNDICE  | 347 |



Reconstrucción del yacimiento paleontológico de Batallones 1. Ilustración de Mauricio Antón.



# RESUMEN

---

## **ESTUDIO DE *PROTICTITHERIUM CRASSUM* DEL CERRO DE LOS BATALLONES (TORREJÓN DE VELASCO, MADRID): APORTACIÓN A LA FILOGENIA Y EVOLUCIÓN DE LA FAMILIA HYAENIDAE**

### **INTRODUCCIÓN**

En esta tesis doctoral se aborda el estudio sistemático y paleobiológico de los fósiles del hiénido *Protictitherium crassum* FILHOL, 1883 del sistema de yacimientos miocenos del Cerro de los Batallones (Torrejón de Velasco, Madrid, España).

La abundancia, representatividad y el excepcional estado de conservación de los restos fósiles hallados en los yacimientos del Cerro de los Batallones, de edad Vallesiense (MN 10), han permitido contar con una excelente colección de material fósil para un estudio morfológico, sistemático, filogenético y paleobiológico detallado.

### **OBJETIVOS**

El objetivo principal de esta Tesis Doctoral es profundizar en el conocimiento y la caracterización de la especie *Protictitherium crassum* mediante el estudio anatómico de todos los restos esqueléticos conservados, así como realizar una propuesta filogenética para conocer su posición en la evolución de los hiénidos y con respecto al grupo Feliformia en que se incluye.

Para alcanzar este objetivo se ha descrito el material proveniente del sistema de yacimientos del Cerro de los Batallones y se ha realizado una comparación con los restos fósiles hallados en otros yacimientos miocenos de la Península Ibérica y Eurasia. Además, se pretende conocer la variabilidad entre los restos de *Protictitherium crassum* obtenidos en varios de los yacimientos del sistema (BAT-1, BAT-3 y BAT-10) para lo que se ha efectuado una comparación morfológica de los mismos.

Como último objetivo se ha planteado aumentar el conocimiento sobre la paleobiología de este tipo de hiénidos a partir de sus restos anatómicos, dando

especial relevancia al estudio de su sistema locomotor, la estimación de su masa corporal y la presencia o no de dimorfismo sexual en la especie.

## RESULTADOS Y CONCLUSIONES

La colección de fósiles pertenecientes a *Protictitherium crassum* del sistema de yacimientos del Cerro de los Batallones consta de más de 700 restos óseos y una gran abundancia de dentición, con una representación de más del 95% de los elementos anatómicos y, al menos, 33 individuos. Los yacimientos con presencia de esta especie son Batallones 10, Batallones 1 y Batallones 3, siendo más antiguo el primero y más moderno el último.

A partir del estudio de los caracteres taxonómicos se ha constatado que la especie *P. crassum* presenta una gran variabilidad intraespecífica, con un rango de tamaños muy variable tanto en los restos postcraneales como en la dentición. En trabajos anteriores sobre estos hiénidos basales, la diferencia de tamaño había sido empleada como criterio taxonómico para distinguir especies de este género debido a la similitud en las características de la dentición de ejemplares muy distanciados en el tiempo. Nuestros resultados muestran que los restos de otros yacimientos euroasiáticos atribuidos a varias especies, como *P. gaillardi*, *P. llopisi*, *P. aegeum*, *P. thesalonikensis*, *P. csakvareense* y *P. sumegense* se incluyen en el rango de variabilidad de una única especie: *Protictitherium crassum*. Por este motivo se propone una sinonimización de todas ellas de forma que quedarían como válidas únicamente las especies *P. crassum*, *P. intermedium* y *P. cingulatum* del registro Aragoniense inferior a Turolense inferior de Europa y Tuquía.

En cuanto a la comparación entre los restos provenientes de los distintos yacimientos del Cerro de los Batallones, los resultados muestran una ligera diferencia en la talla entre BAT-1 y BAT-3, que podría sugerir cierta reducción del tamaño a lo largo de esta parte del Vallesiense, si bien no consideramos significativas a estas diferencias a nivel específico.

Los resultados de los análisis filogenéticos indican que *P. crassum* es un miembro muy primitivo de la familia Hyaenidae pero que ya comparte algunas de las autopomorfías que definen el grupo. En el estudio aparece como grupo hermano de un clado que incluiría a *Plioverrops orbigny* y *Tungurictis spocki*. En un rango más amplio, la relación más plausible de la familia Hyaenidae (incluyendo a *P. crassum*) con los otros Feliformia es una relación de grupos hermanos entre Hyaenidae y el clado formado por Eupleridae-Herpestidae-Viverridae.

En cuanto a la paleobiología de *P. crassum*, la distribución de las tallas no muestra que existan dos tamaños claramente marcados, lo que indicaría un bajo o

nulo dimorfismo sexual. Por otra parte, el estudio de los índices crural, braquial e intermembral indican que *P. crassum* poseía una locomoción principalmente cursorial, si bien las extremidades indican un estado cursorial intermedio entre los cánidos y los félidos. La masa corporal se ha estimado utilizando varios métodos propuestos por diferentes autores, de los que se ha considerado más apropiado el método cuyos resultados ofrecen unos valores de entre 6 y 7 kg.





# ABSTRACT

---

## **STUDY OF *PROTICTITHERIUM CRASSUM* FROM THE CERRO DE LOS BATALLONES SITES SYSTEM (TORREJÓN DE VELASCO, MADRID): CONTRIBUTION TO THE PHYLOGENY AND EVOLUTION OF THE FAMILY HYAENIDAE**

### **INTRODUCTION**

This Phd dissertation consists of the systematic and palaeobiological study of fossils of *Protictitherium crassum* from the Miocene deposits of Cerro de los Batallones (Torrejón de Velasco, Madrid, Spain). The abundance and the exceptional state of preservation of the fossils found in the sites of Cerro de los Batallones (Vallesian-MN 11) have allowed us to describe and characterize *P. crassum* with higher accuracy than any other previous study about this species.

### **OBJECTIVES**

The main objective of this thesis is to deep in the understanding and characterization of *Protictitherium crassum* through the anatomical study of all the skeletal remains found in the system of Miocene sites of Cerro de los Batallones.

To achieve this objective we have described the totality of the material of the species recorded in the site and we have made a comparison with other fossils from the Miocene deposits of the Iberian Peninsula and Eurasia. A comparison between the morphological features of the *Protictitherium crassum* found in different sites from the Cerro de los Batallones: Batallones 1, Batallones 3 and Batallones 10 has also been made

It has been particularly important to establish a phylogenetic proposal that integrates *Protictitherium crassum* of Cerro de los Batallones, in order to clarify the status of this species in the context of the family Hyaenidae and its relationship within the suborder Feliformia.

Finally, the preservation and anatomical representation of the fossils from Cerro de los Batallones sites also allowed us to carry out interpretations about paleobiology and lifestyle of *Protictitherium crassum*, including mass and body proportion estimations.

## RESULTS AND CONCLUSIONS

The studied collection of *Protictitherium crassum* fossil remains, coming from the sites system of Cerro de los Batallones (Torrejón de Velasco, Madrid, Spain), includes more than 700 bones and abundant dental remains. This large number of fossils including almost all the anatomical elements allowed us to characterize its anatomy with high accuracy.

When comparing elements from different individuals from Batallones 1, Batallones 3 and Batallones 10 sites, we deduced a high intraspecific morphological variability of the species. When we compare them with remains of the genus *Protictitherium* coming from different sites, it shows that *P. crassum* size range includes those remains previously described as *P. gaillardi* as well as *P. llopisi*, *P. aegeum*, *P. thesalonikensis*, *P. csakvareense* and *P. sumegense*. Our results show that all the eurasian species except *P. intermedium* and *P. cingulatum* must be synonymous of *Protictitherium crassum*.

The comparison between *P. crassum* remains coming from different localities from the system of Cerro de los Batallones shows slight differences in size. Batallones 3 remains are smaller than those from the older site of Batallones 1, suggesting a size reduction along time at the end of the Vallesian.

Phylogenetic analyses confirm that *Protictitherium crassum* is a primitive member of the family Hyaenidae that shares some autapomorphies defining the group. On the other hand, the most plausible relationship between the family Hyaenidae and other Feliformia groups is that a clade formed by Eupleridae-Herpestidae-Viverridae is a sister group of Hyaenidae.

From a paleobiological point of view, there is no evidence of sexual dimorphism in *Protictitherium crassum* regarding the size differences in both populations of Batallones 1 and Batallones 3. Features of post-cranial anatomy indicate that *Protictitherium crassum* was a moderate to fully cursorial carnivore with an estimated body mass of 6-7 Kg.



*Bloque con restos fósiles articulados de Protictitherium crassum del yacimiento de Batallones 1*

## INTERÉS Y OBJETIVOS





# 1. INTERÉS Y OBJETIVOS

---

La presente Tesis Doctoral: **“Estudio de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones (Torrejón de Velasco, Madrid): Aportación a la filogenia y evolución de la familia Hyaenidae”** consiste en el estudio sistemático y paleobiológico de los fósiles del hiénido *Protictitherium crassum* del sistema de yacimientos miocenos del Cerro de los Batallones (Torrejón de Velasco, Madrid, España).

La familia Hyaenidae presenta actualmente una baja diversidad representada por sólo cuatro especies, pero en el pasado fue un grupo taxonómico diverso y floreciente con alrededor de 100 especies fósiles descritas entre África y Eurasia, alcanzando una de ellas Norteamérica. El origen del grupo se encuentra en el Oligoceno y alcanzó su mayor diversidad al final del Mioceno. Esta rica diversidad implica también unas complejas relaciones filogenéticas que aún no han sido totalmente clarificadas. A lo largo de los más de 20 millones de años de evolución de los hiénidos se produjo una diferenciación en dos líneas evolutivas, una conformada por un grupo de animales de pequeño tamaño con aspecto de cánido (definido informalmente como *dog-like hyaenas* y del que el género *Proteles* es el único superviviente) y otro de animales de gran tamaño adaptados a quebrar los huesos de sus presas y la carroña que consumen (definidos como *Bone-cracker hyaenas* y del que son representantes los géneros actuales *Hyaena*, *Crocota* y *Parahyaena*). Cuándo y cómo se produjo esta diferenciación es todavía materia de debate entre los especialistas. En este sentido, el trabajo realizado por Werdelin y Solounias en 1991, constituye la mejor recapitulación sobre la evolución de los hiénidos llevada a cabo hasta la fecha, pero hallazgos paleontológicos más recientes y la información aportada por los datos genéticos y moleculares requieren su revisión y la realización de nuevas propuestas filogenéticas.

Tanto en el mencionado trabajo como en otros posteriores, el género *Protictitherium* se encuentra descrito como un taxón situado en la base de la evolución de la familia, con numerosos caracteres primitivos compartidos con el grupo hermano de los hiénidos, formas relacionadas con vivérridos y herpéstidos, y representando quizás el inicio del linaje de los hiénidos con aspecto de cánido. Esta posición basal dentro de la filogenia de Hyaenidae indica el gran interés del género *Protictitherium* para conocer el origen, la evolución y las relaciones filogenéticas dentro del grupo de los hiénidos y con respecto a otros grupos taxonómicos emparentados. Una característica de este género, tal y como ha sido descrita hasta ahora, consiste en el amplio rango temporal de su registro fósil (desde la zona de Mein MN 4 hasta el Turoliense MN 13, aproximadamente 12 millones de años) lo que indica la necesidad

de una revisión de su filogenia, su sistemática y su inclusión en un modelo evolutivo coherente.

Se puede considerar que los restos fósiles de hiénidos son abundantes en el registro paleontológico, ya que están presentes en numerosos yacimientos, especialmente del Plioceno y el Pleistoceno. Sin embargo, los restos miocenos, aunque también numerosos, suelen ser aislados y estar representados principalmente por la dentición, lo que limita su estudio e interpretación. Por el contrario, en el sistema de yacimientos del Cerro de los Batallones, de edad Vallesiense (MN 10), contamos con una colección excepcional de fósiles atribuidos a *Protictitherium crassum*. La excepcionalidad de los restos se refiere tanto a su abundancia como a la completa representación de partes esqueléticas, a la presencia de numerosos restos en conexión anatómica que permite determinar medidas de individuos únicos y al extraordinario estado de conservación de los huesos debido a las peculiares condiciones de su fosilización. Todo ello permite realizar una correcta caracterización anatómica de los ejemplares atribuidos a *P. crassum* y compararlos con otros ejemplares de la misma especie provenientes de otros yacimientos, así como con otras especies del mismo género con el fin de interpretar las relaciones filogenéticas existentes entre sí.

Por otra parte, el sistema de yacimientos del Cerro de los Batallones muestra un conjunto de localidades diacrónicas que permite hacer interpretaciones evolutivas para el intervalo de tiempo de formación del mismo. La buena conservación y representación anatómica de los esqueletos también permite llevar a cabo interpretaciones paleobiológicas y de modo de vida de *Protictitherium crassum*.

Por lo tanto, los **objetivos** de esta Tesis Doctoral son los siguientes:

- Ampliar el conocimiento de los restos fósiles de *Protictitherium crassum* y la caracterización detallada de la especie (variabilidad morfológica) mediante el estudio anatómico de todos los restos esqueléticos hallados en los distintos yacimientos del Cerro de los Batallones (incluyendo restos dentales, cráneo-mandibulares y postcraneales). Hay que señalar la importancia del estudio del material postcraneal, que apenas se conocía hasta ahora.
- Comparación con los restos fósiles de *Protictitherium* de otros yacimientos miocenos de la Península Ibérica y Eurasia e interpretación sistemática y filogenética.
- Comparación de las características morfológicas de los restos fósiles de *Protictitherium* hallados en los distintos yacimientos del Cerro de los Batallones (Principalmente en Batallones-1, 3 y 10) y deducir tendencias evolutivas y/o poblacionales.
- Realización de una propuesta filogenética en la que integrar la especie *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones, con el fin de clarificar la

situación de esta especie en el contexto de la familia Hyaenidae y sus posibles grupos hermanos las familias Viverridae, Herpestidae y Eupleridae.

- Estudio paleobiológico de la especie, incluyendo estimaciones de su masa y proporciones corporales, infiriendo aspectos como el modo de locomoción o el dimorfismo sexual.





## INTRODUCCIÓN: FAMILIA HYAENIDAE





## 2. INTRODUCCIÓN: FAMILIA HYAENIDAE

---

### 2.1. DATOS GENERALES DE LA FAMILIA HYAENIDAE

La familia Hyaenidae es una de las familias de carnívoros con menor diversidad de especies actuales. En la actualidad incluye a cuatro especies: la hiena rayada, *Hyaena hyaena* (Linnaeus, 1758), la hiena moteada o manchada, *Crocuta crocuta* (Erxleben, 1777), la hiena parda, *Parahyaena brunnea* (Thunberg, 1820) y el lobo de tierra o aardwolf, *Proteles cristatus* (Sparrman, 1783), que ocupan una gran variedad de hábitats en África y Eurasia.

*Hyaena hyaena*, *Crocuta crocuta* y *Parahyaena brunnea* son carnívoros de tamaño medio-grande (>35 kg), mientras que *P. cristatus* es un mamífero de tamaño pequeño (9 kg) adaptado a una dieta insectívora. Las hienas modernas de mayor tamaño tienen, en general, hábitos cazadores y carroñeros pero tanto sus dietas como su comportamiento social varían notablemente entre las distintas especies. Las tres especies mayores, *C. crocuta*, *P. brunnea* y *H. hyaena*, presentan una forma robusta, típica de los hiénidos cursoriales capaces de fracturar huesos, mientras que *P. cristatus* presenta un morfología más semejante a los chacales y vivérridos, que fue también abundante durante buena parte de la historia evolutiva de los hiénidos (Werdelin y Solounias 1991; Werdelin, 1996b; Hunt, 1996). A pesar de su aspecto semejante a los cánidos, las hienas actuales y fósiles pertenecen al suborden Feliformia, dentro de los carnívoros. Este suborden incluye a las otras familias Felidae, Viverridae, Herpestidae, Eupleridae, Nandiniidae, Barbouriidae, Nimravidae y Stenoplesictidae, las tres últimas ya extinguidas.

La forma del cuerpo de los hiénidos actuales es muy característica, ya que presentan torsos cortos y compactos, con unas extremidades posteriores más cortas que las anteriores, lo que hace que su espalda esté inclinada hacia abajo desde la cabeza a la cola y le aporta cierta rigidez. Los cuellos de las hienas son anchos y fuertes y sostienen unos cráneos grandes y pesados, con la cara algo acortada en comparación con los cánidos. Las hienas son claramente digitígradas, con 4 dedos en cada pata, amplias almohadillas plantares y unas fuertes uñas no retráctiles. Su pelaje es fosco y no muy abundante excepto en la espalda y cuello, donde suelen presentar una melena más larga. El pelo muestra un diseño de líneas oscuras perpendiculares o manchas, dependiendo de la especie. Las orejas son grandes y con crestas basales simples. Sus lenguas son rugosas como las de los demás feliformes. Las hienas carecen de las glándulas perineales de otros feliformes, pero presentan unas grandes glándulas

anales dentro y sobre el ano que producen una secreción muy olorosa que esparcen para marcar sus territorios. En el caso de *Hyaena hyaena* y *Proteles*, pueden expulsarla a distancia si se sienten amenazadas.

Las hienas presentan características semejantes a los cánidos como son que ambos son carnívoros cursoriales con patas y uñas romas adaptadas a la carrera, no utilizan los árboles, cazan sus presas utilizando más los dientes que las garras, devoran la carne rápidamente y la pueden almacenar. Con otros feliformes comparten sus hábitos de limpieza, la marca del territorio con olor de sus glándulas, el tipo de apareamiento y el cuidado parental de las crías.

Las cuatro especies actuales presentan las mencionadas características típicas de los hiénidos, aunque *Proteles* es muy derivado debido a su peculiar adaptación alimentaria. Desde un punto de vista evolutivo, presentan unos caracteres muy primitivos como son la presencia de 4/5 falanges, 4/5 metápodos, huesos tarsales y carpales sin fusionar y los conjuntos radio-ulna y tibia-fíbula sin fusionar. Dentro de las características claves que identifican a esta familia se encuentran las siguientes (Extraídas principalmente de Werdelein y Solounias, 1991):

- Una dentición primitiva: 3 incisivos, 1 canino, 4 premolares, 3 molares (dentición que se ha ido modificando ya que en algunas especies se pierden premolares o molares). Por la tanto, la fórmula dental actual de las hienas es  $i\ 3/3, c\ 1/1, p\ 4/3, m\ 1/1$ , salvo en el caso de *Proteles cristatus*, cuya dentición es muy apomórfica, y en la que los premolares y molares son similares, pudiendo tener entre 3 y 4 dientes molariformes inferiores y entre 2 y 4 superiores (Figura 1).
- Una cresta sagital desarrollada que permite el anclaje de una potente musculatura temporal y que, junto con unas mandíbulas robustas especialmente bucolingualmente, les proporciona una gran fuerza de mordida.
- Presencia de un septo que divide la bulla timpánica y que está ausente en casi todos los demás carnívoros (Hunt, 1974). Este resulta no ser un carácter excluyente, ya que también está presente en *Uncia uncia*, el leopardo de las nieves, y en algunas especies de la Familia Viverridae.
- Presencia de 15/16 vértebras torácicas en lugar de las 13/14 más comunes entre los carnívoros (Ewer, 1973; Rieger, 1981).
- Poseen un par de costillas más que los cánidos.
- Carencia de *baculum* (hueso peneano) (Ewer, 1973).
- Las tres especies mayores, presentan una dentición muy robusta adaptada a la fracturación de huesos, con características típicas como son: un par de muelas carniceras superiores excepcionalmente robustas, con un parastilo muy

pronunciado, siendo el metastilo relativamente más alargado en *Crocota* que en *Hyaena*); las carniceras inferiores tienen protocónido/paracónido alto y fuerte con un metacónido y talónido muy reducido (más en *Crocota* que en *Hyaena*); tercer premolar superior y tercer y cuarto premolares inferiores transformados en conos altos y robustos; ausencia de molares superiores y segundo molar inferior (Hillson, 2005); las muelas carniceras, especialmente las superiores, se encuentran retrasadas en la parte interior de los maxilares para ajustarse al punto de máxima presión en la mordida; los caninos son cortos y robustos (Figura 2.1).

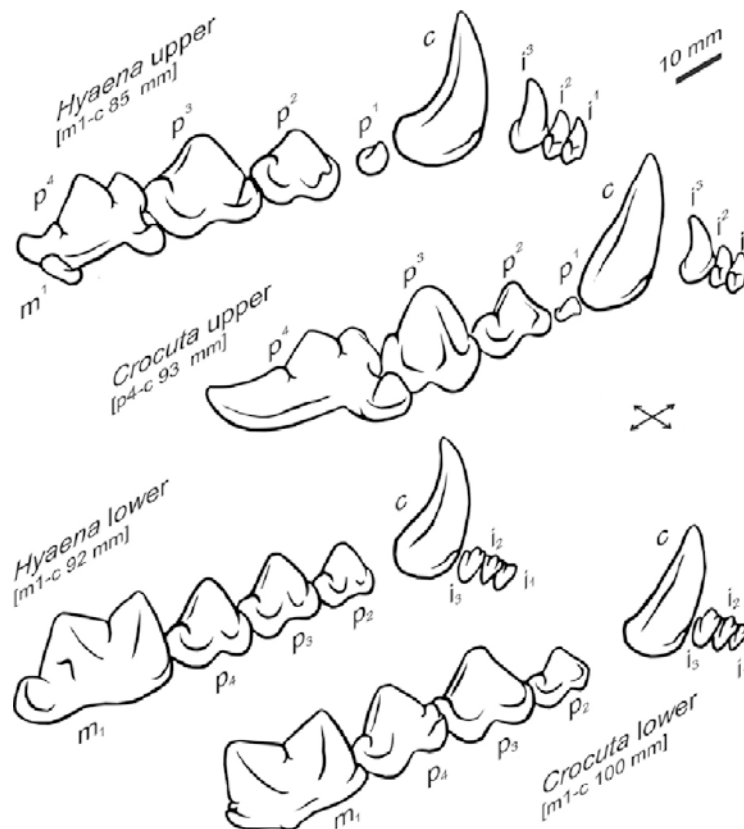


Figura 2.1. Dentición permanente superior derecha e inferior izquierda de *Hyaena* y *Crocota*. (Hillson, S., 2005).

Rensberger y Stefen (1995) han estudiado el patrón del esmalte dentario de los hiénidos descubriendo que éste presenta una estructura tridimensional de bandas en zigzag denominada Hunter-Schreger-Bands (HSB). Este patrón se encuentra también en otros carnívoros y se relaciona con un refuerzo de la dentición a lo largo de su evolución relacionado con la mayor capacidad para fracturar huesos. En las hienas, las bandas HSB se orientan en los filos de las muelas carniceras de forma más acusada que en otros carnívoros.

Las cuatro especies de hienas actuales derivan del mismo ancestro, un carnívoro con aspecto de vivérrido o herpéstido que habitó en Eurasia durante el Oligoceno, hace alrededor de 25-29 M.a (Werdelein y Solounias, 1991; Koepfli *et al.* 2006). La familia tuvo una gran diversidad en el pasado, con unas 100 especies diferentes descritas (Werdelin y Solounias, 1991), pero tras el pico de diversidad alcanzado durante el Mioceno superior, en que la familia contaba con 24 especies distribuidas por Eurasia y África, se produjo una paulatina reducción en la diversidad específica y del rango geográfico de la misma que continuó hasta la actualidad.

Desde el punto de vista paleontológico, el registro fósil de los tres géneros *Hyaena*, *Parahyaena* y *Crocota* comienza por primera vez en el Plioceno. *Crocota* es el más frecuente de los géneros, encontrándose en África, Oriente Medio y Eurasia, y llegando a ser muy abundante durante todo el Pleistoceno. *Parahyaena* se encuentra hoy en día sólo en el sur de África pero durante el Pleistoceno se registró también en el este del continente (Werdelin y Barthelme, 1997). *Hyaena* permaneció en África durante la mayoría del Pleistoceno, dispersándose a Eurasia hace unos 0.1 M.a (130.000 años según Rohland *et al.*, 2005).

Desde el punto de vista evolutivo, los datos moleculares sugieren que el grupo hermano de los hiénidos es un clado feliforme que contiene a los herpéstidos y los eupléridos (Koepfli *et al.*, 2006).

## **2.2. RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LA FAMILIA HYAENIDAE**

Las relaciones de parentesco entre los grupos actuales incluidos en el suborden Feliformia han sido y son polémicas. En particular, el origen y posición sistemática de los hiénidos es uno de los puntos de conflicto más importante. Los hiénidos actualmente son casi un grupo residual de carnívoros con cuatro géneros monoespecíficos, todos ellos muy especializados. Aunque durante el Mioceno el grupo tuvo un cierto éxito, nunca alcanzó una diversidad comparable a la de las otras familias actuales (Herpestidae, Viverridae y Felidae) sin considerar en este comentario a los feliformes de Madagascar, que como componentes de una fauna insular tienen sus propias peculiaridades y problemas (Yoder *et al.*, 2003). Es posible que en la fuerte especialización del grupo resida una de las causas de la dificultad de establecer relaciones filogenéticas con el resto de los representantes del suborden. Esto se manifiesta en la mayor parte de los caracteres de la anatomía “dura” pues tanto la dentición como el esqueleto postcraneal son altamente singulares dentro de los Feliformia (Flynn *et al.*, 1988). La cantidad de literatura existente al respecto es enorme y escapa al propósito del presente trabajo. En Gregory (1910) se puede encontrar una magnífica síntesis histórica sobre la clasificación de los mamíferos desde la “época pre-científica” hasta comienzos del siglo XX, con una cuidadosa selección de

trabajos previos, y su visión particular sobre las relaciones entre los diferentes órdenes de mamíferos. En trabajos clásicos posteriores, como los de Gregory y Hellman (1939); Piveteau (1961), Thenius (1966; 1969) Ewer (1973), Romer (1974) y Carroll (1988) pueden encontrarse síntesis razonablemente documentadas sobre las características de los carnívoros y las diferentes hipótesis sistemáticas defendidas históricamente. Imprescindible en esta somera revisión mencionar los importantes trabajos de Simpson (1945), verdadera guía durante décadas para la clasificación de los mamíferos y su versión moderna de McKenna y Bell (1997) ampliamente utilizado en la actualidad. A continuación, en la figura 2.2 se muestra una filogenia de los carnívoros actuales basada en Agnarsson *et al.* (2010).

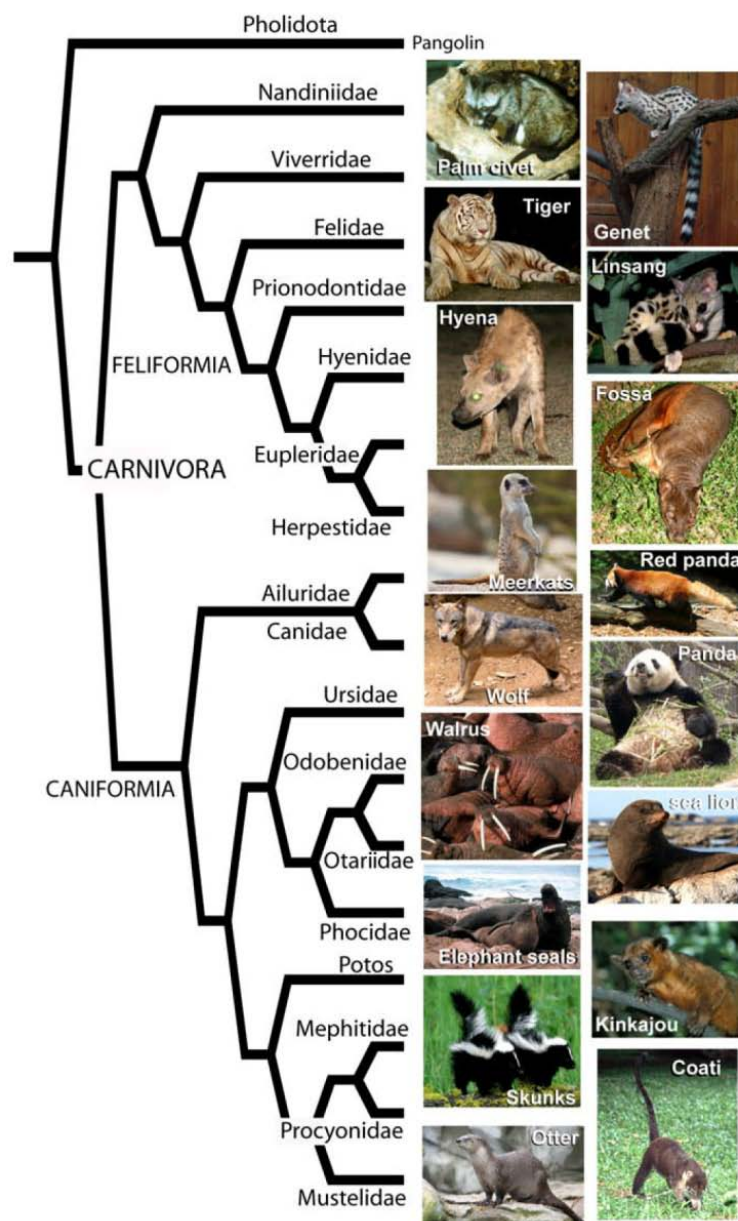
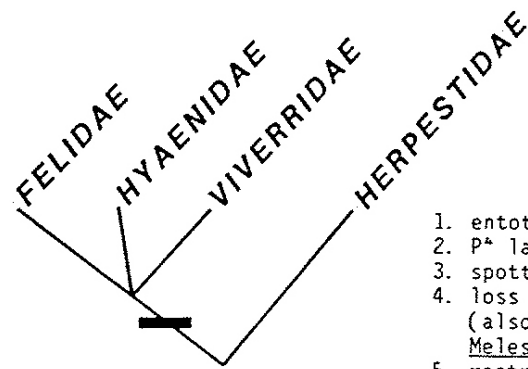


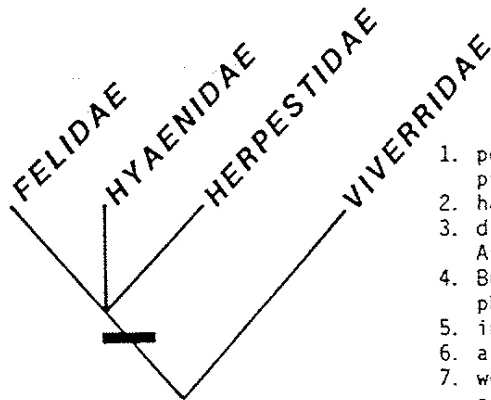
Figura 2.2.- Relaciones filogenéticas de los carnívoros según Agnarsson *et al.* (2010).

No obstante, sí merece la pena detenerse en algún trabajo específico y, por supuesto, abordar el impacto de las filogenias moleculares en las relaciones filogenéticas de los carnívoros, con un especial énfasis en los Feliformia. Conviene comenzar por un trabajo anteriormente citado, el de Flynn *et al.* (1988) en el que se expone con claridad la problemática entorno a la filogenia de los Feliformia y como la distribución de los caracteres derivados de las familias consideradas (Felidae, Hyaenidae, Viverridae, Herpestidae más Nandinia) imposibilitan el establecimiento de relaciones de parentesco precisas entre ellas (Figura 2.3) o, lo que es lo mismo, dependiendo de qué caracteres usemos podemos ver que los Hyaenidae podrían ser el grupo hermano de Viverridae, de Herpestidae o de Felidae. Estas tres posibles hipótesis filogenéticas se van a repetir insistentemente, tanto en análisis morfológicos como en moleculares o en la combinación de ellos. Por ejemplo, Wozencraft (1996, p. 505, fig. 18.2) a partir de un análisis de 100 caracteres morfológicos del cráneo, dentición y anatomía postcraneal y orgánica (*soft anatomy*) propone una relación de grupos hermanos para Hyaenidae y Felidae, con un antecesor común en la familia Viverridae, clado que a su vez se relacionaría a nivel de grupo hermano con los Herpestidae (Figura 2.4). Ésta hipótesis es muy próxima a la obtenida por Wyss y Lynn (1993) y Wesley-Hunt y Flynn (2005). Todavía dentro del territorio de los análisis morfológicos encontramos a Veron (1995) focalizado en las relaciones de *Cryptoprocta*, género que aparece en el análisis como grupo hermano de los Felidae, mientras que los Hyaenidae lo serían de los Herpestidae, estos incluyendo a algunas especies malgaches. Por otra parte, Flynn y Nedbal (1998) combinaron bases de datos moleculares y morfológicas y los resultados obtenidos les llevaron a proponer una hipótesis de relación de grupos hermanos entre Hyaenidae y Herpestidae, siendo la hipótesis actualmente más extendida (Gaubert *et al.*, 2003; Gaubert y Veron, 2003; Yoder *et al.*, 2003; Yoder *et al.*, 2003; Flynn *et al.*, 2005; Agnarson *et al.*, 2010; Nyakatura y Bininda-Emonds, 2012). Dentro de este apartado es importante discutir el trabajo de Koepfli *et al.*, (2006) sobre la sistemática molecular de los Hyaenidae. Los resultados de este trabajo también apoyan una relación de grupo hermano con el clado que contiene a los Herpestidae (incluyendo *Cryptoprocta*), aunque el tiempo de divergencia estimado entre este clado y el formado por los Hyaenidae se estima en cercano a los 29 Ma que, como veremos en el siguiente apartado, sobrepasa notablemente la estimación del registro fósil conocido de la familia Hyaenidae.

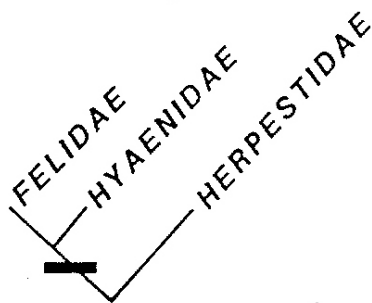




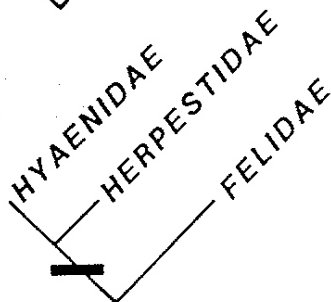
1. entotympanic elongated
2.  $P^4$  larger than  $M^1$
3. spotted coat pattern
4. loss of supraorbital ramus of medial meningeal artery (also lost in Ursus, Ailurus, Procyon, Mustela, and Meles)
5. rostral entotympanic tube short; groove or trough in caudal entotympanic for internal carotid artery



1. perineal scent glands reduced or lost (reversal; absence probably primitive for carnivorans)
2. hallux and pollex reduced or lost (also in Canidae)
3. digitigrade, with compressed metapodials (also in Arctoidea)
4. Bugge's 'anastomosis Y' present, between ascending pharyngeal artery and internal carotid artery
5. internal opthalmic artery reduced
6. alisphenoid canal lost or absent
7. well-developed cruciate sulcus present in brain (also present in extant arctoids)



1.  $M^1$  and  $M^2$  very reduced or absent
2. internal carotid artery reduced or lost
3. elaborate intra- and extra-cranial rete present in anastomic artery and external opthalmic artery, connecting the infraorbital ramus and the circle of Willis (intracranial portion only present also in Canidae)
4. postglenoid foramen lost (also in otariids and phocids)



1. ectotympanic enlarged (much more so in hyaenids)
2. anal glands enclosed within pouch
3. claws non-retractile (permanently protracted; also found in several arctoid families)
4. bursa absent (also in ursids, most mustelids)

Figura 2.3. Hipótesis de relaciones filogenéticas en los Feliformia (=Aeluroidea) según Flynn *et al.*, (1988, fig.4.3, p.91). Según estos autores la distribución conflictiva de los caracteres derivados sitúa a las familias como una multicotomía no resuelta.

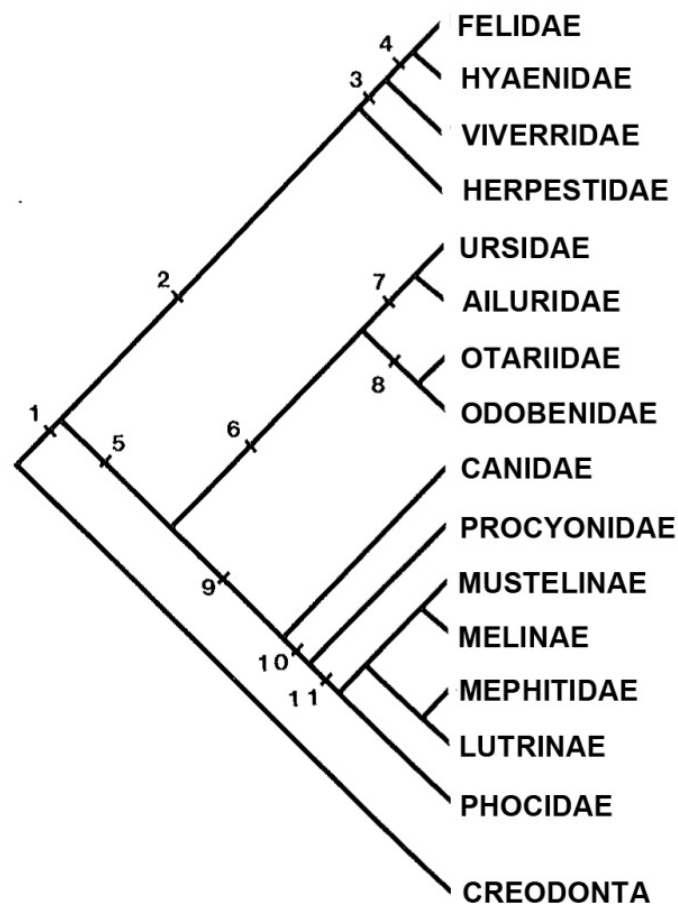


Figura 2.4. Filogenia de los carnívoros actuales obtenida a partir de 100 caracteres morfológicos craneales, postcraneales y anatomía blanda, modificada de Wozencraft (1996, fig.18.2, p. 505).

### 2.2.1. El registro fósil

Uno de los intentos más serios de establecer un origen para la familia Hyaenidae se debe a Gregory y Hellman (1939). Estos autores pensaron explícitamente en que una forma cercana a la actual *Viverra* podía ser el ancestro de los Hiénidos modernos y de los Viverrinae. Sin embargo, el registro fósil de los Hyaenidae, como también ocurría con el de Viverridae y Herpestidae era bastante escaso y muy desigual, tanto temporal como espacialmente. De hecho, la mayoría de los hiénidos fósiles sólo se reconocían a partir del comienzo del Mioceno superior, cuando el grupo es especialmente abundante y ya presentaba las adaptaciones dentales que lo caracterizan (Ginsburg, 1999). Mientras, en los yacimientos del Mioceno inferior y medio todas las formas (feliformes) que se podían excluir de Felidae y Stenoplesictidae, es decir, que no mostraban las adaptaciones hipercarnívoras de estas dos familias, eran incluidas en un gran cajón de sastre denominado Viverridae. Para mayor confusión muchas de ellas clasificadas en los géneros actuales *Herpestes* y

*Viverra* (Filhol, 1879; Viret, 1929; Beaumont, 1973). Sin embargo, es uno de estos autores, Beaumont (1967), quien en su revisión de estos Herpestinae del Mioceno inferior propone el nuevo género *Herpestides* para "*Herpestes*" *antiquus* de Saint Gérard le Puy (Francia) y aunque lo sigue clasificando en la subfamilia Herpestinae, claramente lo sitúa como potencial ancestro de hiénidos primitivos como *Progenetta*. Para el autor las diferencias entre *Herpestides* y "*Progenetta*" (abarcando a *Progenetta sensu stricto* y *Protictitherium*) eran mínimas y la posible derivación del segundo a partir del primero no planteaba ningún inconveniente teórico. Sin embargo, *Progenetta*, independientemente de los problemas sistemáticos y del escaso conocimiento de la especie tipo de La Grive Saint Alban (Francia), es una forma claramente más derivada que *Protictitherium* y reconocida con validez genérica. No obstante, Beaumont (1967) pretendió relacionar a *Herpestides* con *Protictitherium crassum*, que morfológicamente representa una transición entre el género del Mioceno inferior y los hiénidos de tipo *Ictitherium* o *Thalassictis* (Semenov, 2008). La morfología dentaria de *Herpestides* y *Protictitherium* merece ser comparada en detalle, cuestión que abordaremos más adelante, en el análisis filogenético. Con posterioridad, Beaumont y Mein (1972) revisan el género *Plioviverrops* y sitúan también a *Herpestides* en el origen de este género, señalando la fuerte semejanza entre *Herpestides*, *Plioviverrops* y *Progenetta*, anotando la dificultad de encontrar la correcta relación con *Plioviverrops*. No obstante, estos autores se inclinaron por considerarlo dentro de los hiénidos, en el límite de la separación con los vivérridos. En resumen, para estos autores *Herpestides* habría originado por un lado a *Plioviverrops* y por otro a *Progenetta*. La región auditiva de *Plioviverrops orbignyi* sería semejante a la de *Ictitherium viverrinum* (= *I. robustum*) y diferente en el desarrollo de la cámara posterior de la de *Thalassictis hipparionum* (ahora no válido). En esta línea, Semenov (1989, 2008) argumenta sólidamente que la morfología de la región auditiva en los Ictitheriini (*Ictitherium* y *Thalassictis*) sería primitiva y aun muy próxima a la de los Vivérridos, por lo que a falta de mayor información sobre las formas más antiguas de *Plioviverrops*, su posición sistemática sigue siendo problemática. Por ejemplo, formas como *Viverra modica* de La Grive presentan m1 muy próximos a los de *Plioviverrops* (Beaumont, 1967). Otros autores como Crusafont y Petter (1969) hacen descender a la familia Hyaenidae de los Viverridae, sin argumentarlo suficientemente. Sin embargo, proponen la separación de la familia en dos ramas (ya separadas desde el Aquitaniense, Mioceno inferior): una formada por la subfamilia Ictitherinae, con *Progenetta* como origen, incluyendo *Plioviverrops*, *Ictitherium*, *Hyaenictis*, *Lycyaena* y *Euryboas*; y una segunda, la subfamilia Hyaenidae, que se habría independizado muy tempranamente de la anterior incluyendo a *Percrocuta* s.l., *Hyaena* y *Crocuta*. Schmidt-Kittler (1976) también aboga por dos grupos diferentes de hiénidos, pero difiere radicalmente de la propuesta anterior, señala a *Herpestides* como origen de *Progenetta* (= *Miohyaena*, Kretzoi, 1938) y *Protictitherium*, que son incluidos, junto con

*Adcrocuta* (especie ya altamente especializada) y un segundo grupo de hiénidos derivados de los Stenoplesictinae, con *Percrocuta*. La separación de *Percrocuta* del resto de los hiénidos se ha basado fundamentalmente en dos hechos, por un lado la precoz especialización del género, que aparece en el Mioceno medio del “Viejo mundo” con formas muy grandes y dentición muy derivada y, por otra parte, la morfología peculiar de la dentición decidua, que para Schmidt-Kittler (1976) presentaba fuertes diferencias con la típica de los hiénidos verdaderos. El hallazgo de dentición decidua asociada a dentición adulta (Guanfang y Schmidt-Kittler, 1983) aparentemente confirmaba la drástica separación de *Percrocuta* del resto de los hiénidos y proponía su relación con los Stenoplesictidae. Con posterioridad Werdelin y Solounias (1991) proponen la creación de una nueva familia, Percrocutidae, y Morales *et al.*, (1998) creen encontrar en formas del Mioceno de África, como *Africanictis*, el posible ancestro de esta línea de “falsas hienas”.

Los trabajos de Hunt (1987, 1991), junto con otros investigadores (Hunt y Solounias, 1991; Hunt y Tedford, 1993), aportando nueva documentación sobre la morfología y evolución de la región auditiva son importantes para la comprensión del origen de los hiénidos. Esta aportación queda patente en los conceptos expresados en las figuras 2.5 y 2.6, en las que se utiliza la complejidad de la región auditiva para el establecimiento de relaciones de parentesco en los feliformes. Así, a diferencia de la idea expresada por De Beaumont (1967) de ver a *Herpestides* como un posible género basal de los hiénidos, en estos trabajos *Herpestides* es incluido como un Viverridae basal. Mientras que *Tungurictis spocki* del Mioceno medio de Tung Gur (Mongolia), descrito por Colbert (1939), es interpretado como un hiénido basal por Hunt y Solounias (1991). Más recientemente Wang (2004) ha añadido nuevo material a esta interesante especie, que le permite relacionarla estrechamente con *Protictitherium gaillardi*. Así pues, el material de *Protictitherium* de los yacimientos del Cerro de los Batallones es altamente relevante para desentrañar el origen de los primitivos hiénidos. Por una parte, comprende los primeros cráneos de este género, hasta ahora inéditos; por otra parte, la muestra está formada por diferentes individuos de los distintos yacimientos Batallones 1, 3, 10.

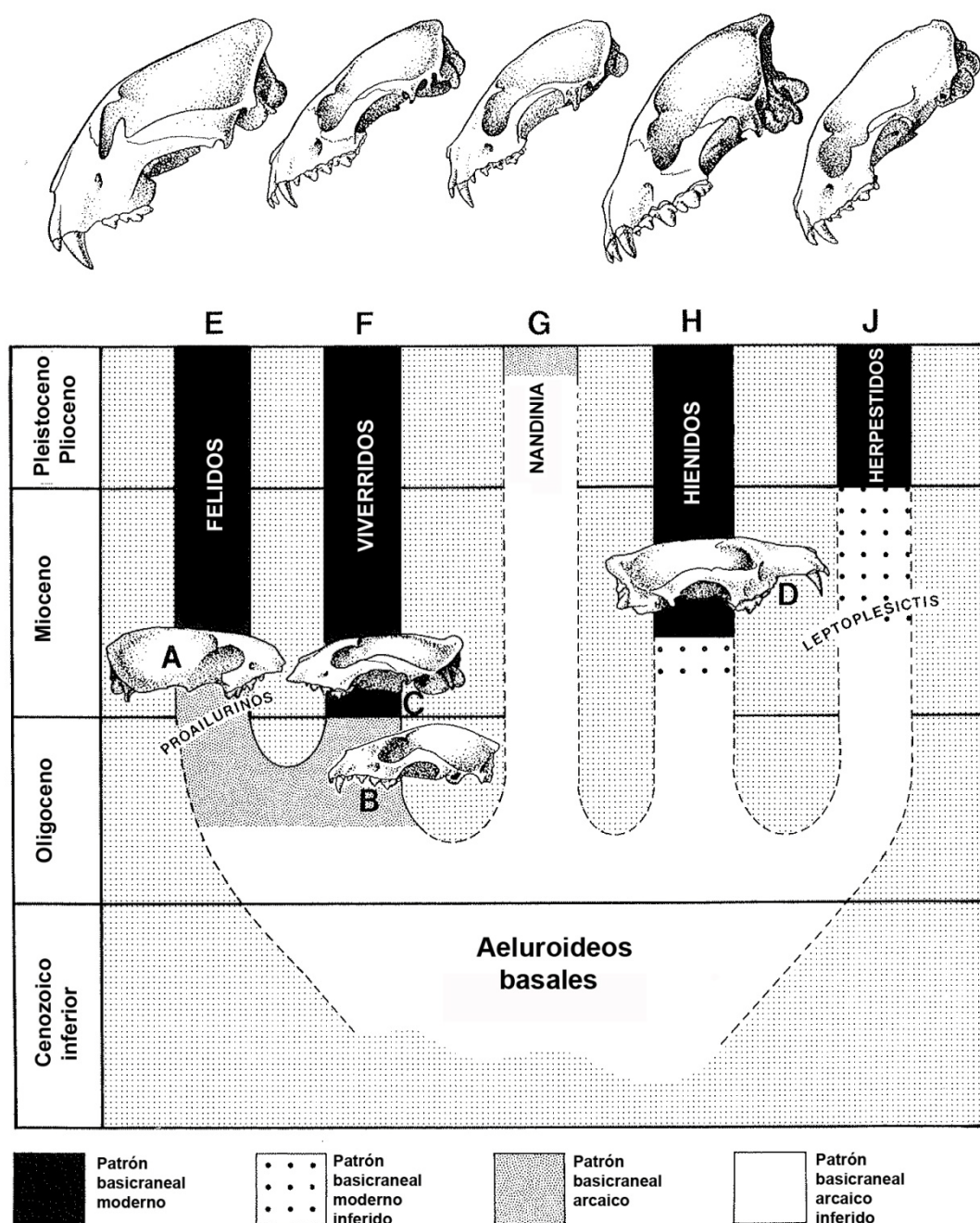


Figura 2.5. Diagrama de la evolución del patrón basicranial aeluroideo durante el Cenozoico, modificado de Hunt y Tedford (1993, fig.5.9., p. 64). Según estos autores el patrón típico de las familias modernas aparece por primera vez en el registro fósil durante el Mioceno inferior al Plioceno. En el Oligoceno los linajes aeluroideos están caracterizados por patrones basicraneales arcaicos. A: *Proailurus juleni*; B: *Palaeoprionodon* sp.; C: *Herpestides antiquus*; D: *Tungurictis spoki*; E: *Panthera onca*; F: *Civettictis civetta*; G: *Nandinia binotata*; H: *Crocuta crocuta*; J: *Galidia elegans*.

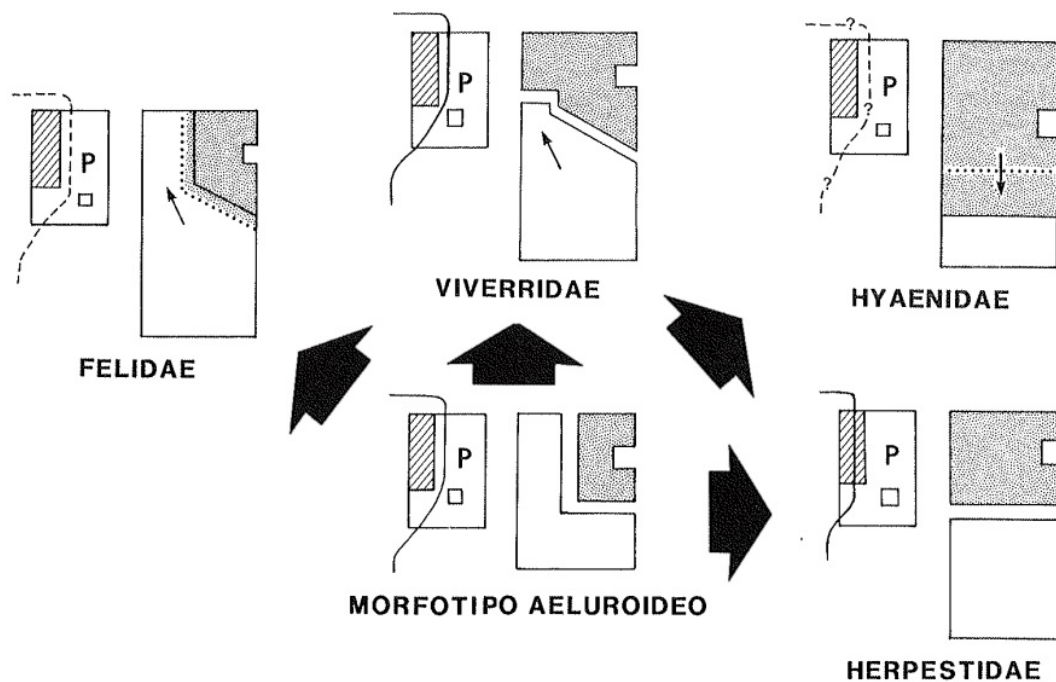


Figura 2.6. Evolución de la bulla auditiva en carnívoros Aeluroideos modificada de Hunt y Tedford (1993, fig. 5.7, p. 59). El lado izquierdo de los esquemas muestra las relaciones entre el petroso (P), el timpánico rostral (rayado) y la arteria carótida interna (línea sólida si está presente, y línea punteada si se ha perdido). El lado derecho de los ilustra el ectotimpánico (punteado) y el entotimpánico caudal (liso), que se une ventralmente con las estructuras de la parte izquierda. Las flechas pequeñas indican la dirección ontogenética del crecimiento.

### 2.3. MORFOTIPOS/ECOTIPOS DE LA FAMILIA HYAENIDAE

Para ordenar la diversidad de ecomorfotipos o ecotipos que presentan las especies de la Familia Hyaenidae del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno, Werdelin y Solounias propusieron en 1991 una clasificación dividida en seis grupos. Las descripciones de estos ecotipos están basadas principalmente en las características de la dentición ya que es el elemento esquelético que mejor se conserva en el registro fósil.

1) **“Civet-like insectivore/omnivore morph”**. Morfotipo que presentan las hienas más antiguas como el género *Protictitherium*.

La dentición es primitiva del tipo “gineta”. Tienen todos los premolares y molares. El m1 inferior tiene un paracónido bajo, el protocónido es alto y el metacónido es grande, con un talónido grande con 3 cúspides. Presentan garras retráctiles, lo cual supone una adaptación para trepar, e indica que estos animales vivían en bosques.

2) **“Mongoose-like insectivore/omnivore type”**. Representado por *Plioverrops*.

La dentición se hace menos secodonta, es decir, menos especializada en cortar. Aumenta el número de cúspides en los premolares y en los molares. En el m1 el paracónido, protocónido y metacónido son de altura similar. En el P4 se produce una reducción del protocono y un alargamiento del metastilo.

3) **“Jackal and wolf-like meat and bone eaters”**. Típico de los géneros *Ictitherium*, *Thalassictis*, *Hyaenotherium* y *Hyaenictitherium*.

Dentición primitiva, no especializada, similar a la de los cánidos. Carnívoras con el metacónido reducido. El esqueleto postcraneal no presenta adaptaciones cursoriales significativas, es decir, son hiénidos terrestres pero no especializados para la carrera.

4) **“Cursorial meat and bone eaters”**. Representado por *Lycyaena*, *Lycyaenops*, *Hyaenictis*, y *Chasmaporthetes*.

Poseen m1 inferior y los M1-2, P1 superiores están reducidos o incluso ausentes. El esqueleto poscraneal presenta adaptaciones cursoriales, lo cual indica una adaptación a la carrera y, en consecuencia, a los ambientes abiertos.

5) **“Transitional bone-crackers”**. Representados por *Metahyaena*, *Palinhyaena*, *Ikelohyaena*, *Belbus*, y *Leecyaena*.

Presentan adaptaciones del aparato masticatorio especializadas para romper huesos, como son premolares grandes y robustos, con cúspides asimétricas.

6) **“Bone-crackers”**. Típico de los géneros *Hyaena*, *Allohyaena*, *Pliocrocuta*, *Pachycrocuta*, *Adcrocuta* y *Crocuta*.

Los premolares son grandes y adaptados para la rotura de huesos. Algunos géneros, como *Crocuta*, tienen adaptaciones cursoriales, otros, como *Adcrocuta*, no las presentan.

Como he mencionado estos autores sitúan a *Protictitherium* dentro del Ecotipo 1, ya que comparten varias características generales con las civetas, como son la dentición y un esqueleto postcraneal que muestra esencialmente características locomotoras terrestres, con supuestas garras retráctiles y segundas falanges asimétricas (Semenov, 1989), lo que indica que probablemente podían trepar.

Según Werdelin y Solounias (1991) la familia Hyaenidae tuvo una gran diversidad en el pasado. Las primeras hienas serían de pequeño tamaño y pertenecerían a los primeros ecotipos definidos por ellos (Figura 2.7). En el Mioceno superior se alcanzaría un pico de diversidad de especies y, posteriormente durante el periodo Mioceno-Plioceno, probablemente debido a causas climáticas y a la aparición



de los primeros cánidos y félidos, desaparecerán drásticamente las poblaciones de hiénidos de los ecotipos de menor tamaño. Sin embargo, en el Plioceno se inició una radiación y aparecieron nuevas especies grandes y predominantemente carnívoras que pertenecen a los ecotipos denominados “transitional bone crackers”, con géneros como *Ikelohyaena*, *Belbus*, *Chasmaporthetes*, *Leecyaena*, *Palinhyaena*, *Pliocrocutea*, *Hyaena*, *Pachicrocutea*, *Adcrocutea* y *Crocutea*. Es en este momento cuando llegó a América la única especie de la Familia Hyaenidae que probablemente atravesó el estrecho de Bering: *Chasmaporthetes ossifragus* (Hay, 1921). En el Pleistoceno, el ecotipo “bone crackers” dominó los ecosistemas africanos y europeos. De estos géneros, *Pachicrocutea* y, sobre todo, *Crocutea* son los dos carnívoros más abundantes en el registro fósil. Sin embargo, la diversidad de esta familia siguió disminuyendo a lo largo del Pleistoceno y su rango geográfico se fue haciendo cada vez más reducido hasta que, en la actualidad, sólo existen 4 especies actuales de hienas en África y el sur de Asia.

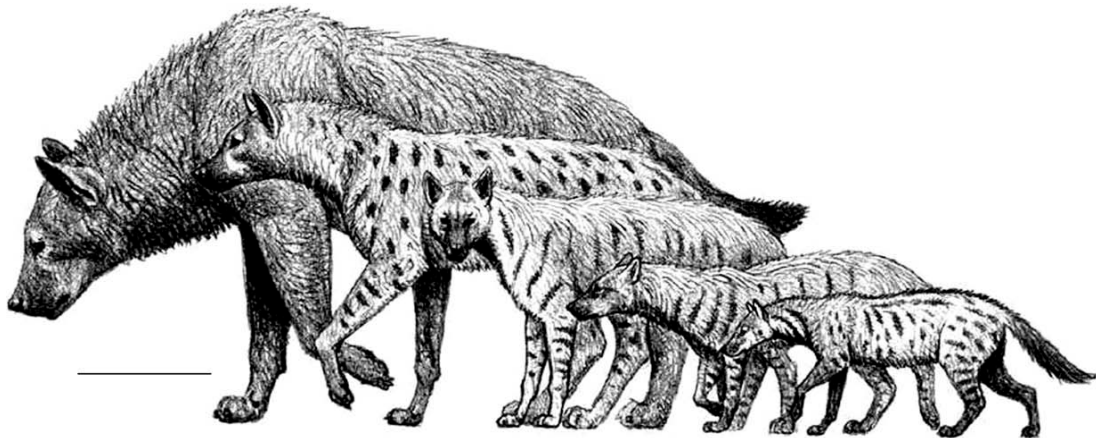
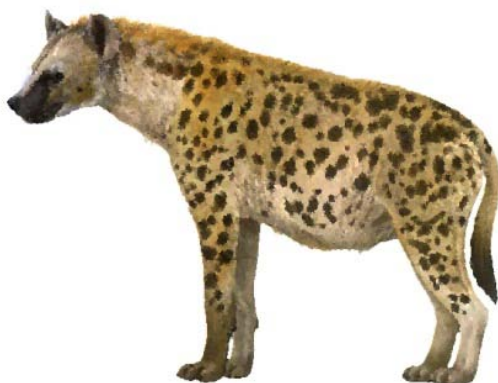


Figura 2.7. Algunas de las hienas del Mioceno. De izquierda a derecha: *Adcrocutea eximia*, *Hyaenotherium wongii*, *Ictitherium viverrinum*, ***Protictitherium crassum*** and *Plioviverrops orbigny*. (Escala: 25 cm). Ilustración de Mauricio Antón.

## 2.4. CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LAS HIENAS ACTUALES

### 2.4.1. Hiena manchada o moteada: *Crocutea crocuta* ERXLEBEN, 1777



La hiena manchada o moteada es una hiena de gran tamaño que se encuentra exclusivamente en África, pero que tuvo una gran dispersión en el pasado, llegando a la mayoría de Asia y Europa, además del continente africano. La hiena manchada habita igualmente zonas semi-desérticas, sabanas, bosques abiertos, bosques densos,

bosques secos y bosques de montaña. En el oeste de África presenta una distribución más irregular, con poblaciones concentradas en áreas protegidas y en tierras circundantes, mientras que en grandes zonas en Etiopía, Kenia, Tanzania, Botswana, Namibia y algunas zonas de Sudáfrica aún disfruta de una distribución continua.

La hiena manchada es un hipercarnívoro cursorial de gran tamaño (40-86 Kg), siendo de hecho la especie actual más grande de la familia Hyaenidae. Su cuerpo es robusto y compacto, con un gran cráneo que presenta unos fuertes maxilares y una cresta sagital muy acentuada para la inserción de unos poderosos músculos masticatorios. Su pelaje es fosco y de color marrón con típicas manchas en el dorso que le dan su nombre. Su morfología es muy autopomórfica, ya que muestra adaptaciones particulares en la dentición para la fracturación de los huesos de sus presas así como para su descarnamiento (Werdelin, 1989, 1996 a, b; Werdelin and Solounias, 1991; Van Valkenburgh *et al.*, 2004) y sobre todo, un monomorfismo sexual muy acentuado debido a la masculinización de los órganos genitales de las hembras. El origen y la utilidad de esta adaptación evolutiva han sido ampliamente estudiados y debatidos (por ejemplo en Racey y Skinner 1979; Neaves *et al.* 1980; Lindeque y Skinner 1982; Frank *et al.* 1985; Hamilton *et al.* 1986). También su organización social es compleja, ya que vive en grandes grupos de sociedades matrilineales cuyos miembros cooperan en la caza (Kruuk, 1972; Mills, 1990).

La hiena manchada es un cazador solitario o gregario capaz de matar a presas grandes, que abate después de una larga persecución. Al contrario de lo que se pensaba hasta hace unas décadas, las hienas sólo carroñean ocasionalmente, de forma oportunista, siendo cazadores habituales de ungulados de tamaño grande y mediano (Watts y Holekamp, 2007; Holekamp *et al.*, 2007). Normalmente la caza la realizan los individuos solos, pero a menudo lo hacen también en grupo, lo que les permite acceder a presas de mayor tamaño, como cebras o búfalos. Una vez derribada la presa, el resto de ejemplares del grupo se unen para alimentarse de ella, lo que lleva a una intensa competencia en la que se definen las relaciones de rangos y dominancia dentro del grupo. Uno de estos clanes puede estar compuesto por entre 10 y 90 individuos de ambos sexos que suelen ser machos independientes y un conjunto de grupos matrilineales compuestos por una hembra y su descendencia (Watts y Holekamp, 2007; Holekamp *et al.*, 2007). El estatus social de una hembra viene determinado no por su fuerza o su tamaño, sino por el rango social de la madre, lo que requiere una gran capacidad de aprendizaje social durante la juventud. Para ello, las hienas manchadas han desarrollado un variado conjunto de señales acústicas, olfativas y visuales que permite el distinguir a los individuos que pertenecen al clan, cuáles de ellos tienen mayor rango e incluso la relación social de terceros individuos, así como sobre el estado emocional de cada uno. A la competencia intragrupal se añade la que existe con otros clanes vecinos por lo que, a pesar de ella, existe una gran cohesión

dentro del grupo. De hecho, las hienas patrullan los márgenes de su territorio y si se encuentran presas cercanas a sus límites se producen luchas entre clanes. Por ello, dentro de las sociedades de la hiena manchada, se produce un equilibrio entre competencia y cooperación que muchas veces está en función de la abundancia o escasez de recursos alimenticios. Para evitar esta competencia los clanes se dividen en subgrupos que se desplazan por su territorio en un tipo de organización social denominado de fusión-fisión (Holekamp, 2006). Las hembras suelen permanecer en su clan natal, mientras que los machos se dispersan alrededor de los dos años y medio de edad. La conducta social de las hienas manchadas es tan compleja que difiere en gran medida de la de otros carnívoros y se asemeja más a la de algunos primates como los papiones o los macacos (Holekamp, 2006; Holekamp *et al.*, 2007). Estas similitudes en las habilidades perceptivas y sociales sugieren una evolución convergente de la conducta como consecuencia de una presión de selección que favorece la inteligencia en animales que se enfrentan a los retos de una alta complejidad social (Holekamp *et al.*, 2007).

El apareamiento entre las hienas consiste en una serie de cortas cópulas, repetidas en breves intervalos de tiempo, lo que las asemeja al resto de los feliformes y las distingue de los cánidos. Desde el punto de vista de la crianza, la hiena manchada es un criador no estacional, que tiene de uno a dos cachorros por hembra. Las crías nacen muy desarrolladas, con los ojos abiertos y parte de la dentición erupcionada y son amantadas por sus madres hasta alrededor del año de edad. Los machos no intervienen en su cuidado.

Como se ha mencionado, una de las características apomórficas más destacadas de las hienas manchadas es la masculinización de los genitales de las hembras (Holekamp, 2006). El clítoris toma una forma muy alargada que se asemeja al pene de los machos y los labios vaginales están replegados cubriendo una masa de grasa y tejido conjuntivo que toma la forma de un saco escrotal. Así, las hembras orinan, copulan y alumbran a sus crías a través del pseudopene. Otros caracteres masculinizados son el tamaño, ya que las hembras son un 10% más grandes que los machos, y su carácter, que es también más agresivo que el de éstos.

Los antepasados más antiguos de las hienas manchadas se encuentran en África al principio del Plioceno, con una edad aproximada de 3.7 Ma. (Lewis y Werdelin, 2000). Probablemente a partir de una especie ancestral posterior, *Crocota ultra*, derivarían las hienas manchadas actuales y en Europa, las hienas de las cavernas, *Crocota spelaea*. Esta especie fue muy abundante y tuvo una gran dispersión geográfica durante el Pleistoceno, no sólo en Europa sino también el oeste de Asia (Werdelin y Solounias, 1991; Lewis y Werdelin, 2000). A este respecto, aún existe cierto debate acerca de si *C. spelaea* es una única especie o un conjunto de especies.

En cualquier caso, esta hiena se extinguió recientemente, hacia el final del Pleistoceno, mientras que *C. crocuta* llegó a la actualidad con una amplia dispersión, si bien ésta se vio muy reducida al comienzo del Holoceno. No obstante, los primeros restos de *Crocuta* moderna no se encuentran en el registro fósil hasta hace entre 900.000-200.000 años (Lewis y Werdelin, 2000).

#### 2.4.2. Hiena rayada: *Hyaena hyaena* LINNAEUS, 1758



La hiena rayada es un carnívoro de tamaño grande que habita en África, Oriente medio y Asia Central pero del que, a pesar de su amplia distribución, se conoce poco sobre sus costumbres y comportamiento (Mills y Hofer, 1998). Algunos autores reconocen hasta 5 subespecies diferentes debido a la variación intraespecífica consecuencia de

su amplia distribución, en general de baja densidad y dividida en poblaciones bastante aisladas (especialmente en la mayoría de los países africanos del oeste, la mayoría del desierto del Sahara, parte del Oriente Medio, el Cáucaso y Asia central, aunque poseen una distribución continua en amplias zonas de Etiopía, Kenia y Tanzania). En general, su hábitat es desértico o de bosque abierto y sabana, gracias a la capacidad de *H. hyaena* de subsistir en medios con escasos recursos hídricos. También se encuentra en zonas montañosas a más de 2000 m de altitud (Wilson y Mittermeier, 2009).

La hiena rayada tiene un peso de entre 25 y 55 Kg, una altura en la cruz de 66-75 cm y una longitud de 100-115 cm, entre la cabeza y el cuerpo, y 30-40 cm la cola, siendo la más pequeña de las tres especies de hiena capaces de quebrar huesos. El dimorfismo sexual en algunas poblaciones se ha estimado en 39% del tamaño adulto mientras que en otras es muy bajo, casi nulo. Tiene aspecto de cánido, con la espalda inclinada hacia la cola debido a la mayor longitud de sus extremidades delanteras. La cabeza es redondeada y el cuello y el lomo son muy robustos, como en las demás hienas, con unas grandes orejas puntiagudas y un hocico ancho. El pelaje es largo, especialmente en el dorso, la cola y la melena, y muestra un conjunto de rayas verticales en el cuerpo y horizontales en las patas. Tanto el pelo de la melena como de la cola se erizan como señales durante sus interacciones sociales (Wilson y Mittermeier, 2009).

La dentición de las hienas rayadas está adaptada a fracturar los huesos de sus presas y la carroña, ya que presenta los fuertes premolares típicos de la familia Hyaenidae (Mills, 1982, 1990, 1999; Rieger, 1981). Aunque estas hienas son

principalmente carroñeras, también cazan presas que pueden llegar a ser más grandes que ellas (Mills, 1990; Rieger, 1981). En general, se puede considerar un animal omnívoro ya que, además de la carroña dejada por otros grandes depredadores, su dieta incluye mamíferos, invertebrados, pequeños vertebrados como tortugas o aves, vegetales y frutos (Kruuk, 1976). Las hienas rayadas recorren largas distancias por las noches en su búsqueda de alimento (por ejemplo una media de casi 20 Km en el Serengeti (Wilson y Mittermeier, 2009) y después pueden transportar los restos de las carcasas hasta sus cubiles. Como cazadores son solitarios aunque pueden formar parte de clanes que en ocasiones se juntan si la comida disponible es abundante, como en el caso de cadáveres de grandes mamíferos (Kruuk, 1976; Drea *et al.*, 1999; Mills, 1990; Watts y Holekamp, 2007). La estructura social de estos pequeños grupos es todavía desconocida, entre otras cosas porque sus hábitos son nocturnos. Los machos son dominantes sobre las hembras cuando compiten por los recursos (Watts y Holekamp, 2007; Wilson y Mittermeier, 2009). Se sabe que en un territorio pueden convivir una hembra y varios machos, o una hembra y un macho, que se juntan ocasionalmente y no parece haber una conducta de defensa activa del territorio, aunque sí lo marcan con sus heces y orina (Wilson y Mittermeier, 2009).

La hiena rayada es un criador no estacional y tiene de uno a cuatro cachorros que nacen con los ojos cerrados, pelaje semejante al adulto y pequeñas orejas. Parece que una hembra puede aparearse con machos solitarios o con grupos de ellos, pero no se conoce si éstos contribuyen al cuidado de las crías, aunque aparentemente sólo las hembras atienden a los cachorros. En otros casos, la pareja continúa unida durante años en una relación casi monógama. Cuando interactúan entre individuos utilizan la cola, el cuello y la melena como señales pero también las glándulas anales que secretan una sustancia pastosa de olor intenso, así como diversas vocalizaciones (Wilson y Mittermeier, 2009).

En muchas ocasiones los territorios de las hienas rayadas solapan con los de las hienas manchadas y pueden llegar a competir por aquellos alimentos que comparten, como la carroña. En esos casos la hiena rayada es dominada por la hiena manchada.

Existe un registro fósil relativamente abundante de *H. hyaena* que se remonta al Pleistoceno medio y llega al Villafranchiense. Aparentemente, la hiena rayada evolucionó a partir de *Hyaena namaquensis*, una especie del Plioceno africano. A pesar de su amplia distribución actual, no se encuentra ningún fósil en la región mediterránea, por lo que se puede interpretar que ésta especie es un invasor relativamente reciente de Eurasia. Posiblemente se expandió más allá de África una vez que las hienas manchadas desaparecieron de Asia al final del Pleistoceno. Estas formas pleistocenas eran muy similares a las actuales pero de mayor tamaño, comparable a la hiena parda actual.

#### 2.4.3. Hiena parda: *Parahyaena brunnea* THUNBERG, 1820



La hiena parda es un carnívoro de tamaño grande, con las típicas características de los hiénidos. Habita en las zonas áridas del sur y suroeste de África, aunque parece haber tenido una dispersión mucho mayor hasta no hace mucho tiempo. Actualmente se encuentra en Namibia, Botswana, Zimbabwe, Mozambique, Swazilandia, Lesoto y Sudáfrica. Su hábitat es desértico o semidesértico, localizándose en sabanas abiertas o de matorral.

La longitud de la cabeza y el cuerpo de la hiena parda es de 110-136 cm y de 18 a 27 cm la cola, con una altura en la cruz de 74-79 cm y un peso de 28 a 48 Kg (Wilson y Mittermeier, 2009). Existe dimorfismo sexual pero muy poco acusado, siendo los machos ligeramente mayores que las hembras. Posee un pelaje abundante y de color oscuro, de marrón a negro, a excepción del cuello y los hombros, que son de color blanco. La dentición está adaptada a fracturar huesos, con los mencionados premolares muy robustos (Mills, 1982c, 1982d, 1990, 1999; Rieger, 1981).

La hiena parda es predominantemente carroñera. Generalmente, al encontrar una carcasa de gran tamaño emplea tiempo en descuartizarla para trasladar piezas, como las extremidades, a un lugar diferente. Muchas veces transportan los restos a sus cubiles también para alimentar a sus cachorros por lo que a menudo se encuentran grandes acumulaciones de huesos en ellos (Mills, 1982a, 1982b, 1982c). Para obtener comida realizan desplazamientos de varias decenas de kilómetros diarios, desplazándose en zigzag y empleando el olfato como principal sentido para detectar alimentos. Sin embargo, no se trata de una especie únicamente carroñera, sino que complementa su dieta con frutos, insectos, huevos de aves y pequeños vertebrados. La caza parece ser un porcentaje menor del 5 % de su dieta, presentando un porcentaje también muy bajo de éxito en su actividad cazadora. No necesita beber agua, obteniéndola directamente de los alimentos vegetales que consume, preferentemente, durante la temporada seca (Wilson y Mittermeier, 2009).

Estas hienas son nocturnas y están subordinadas a la mayoría de los grandes carnívoros en el acceso a los recursos, con la excepción de leopardos y guepardos, compitiendo intensamente con los chacales. Aparentemente evitan la competencia con las hienas manchadas ocupando áreas diferentes de ellas, ya que estas últimas son más agresivas e incluso llegan a mermar sus poblaciones. Más de la mitad de las hienas pardas forman clanes de entre 4 y 14 individuos que ocupan territorios estables, mientras que el resto, la mayoría de los machos adultos, se trasladan solitarios de

forma nómada (Werdelin y Solounias, 1991; Watts y Holekamp, 2007). El tamaño del grupo depende de la abundancia y calidad del alimento mientras que el tamaño del territorio parece depender de la distribución o concentración del mismo (Mills, 1982b). Los grupos incluyen a varias hembras y a sus crías subadultas y generalmente en el territorio se acepta a un macho inmigrante. A pesar de que un porcentaje alto vive agrupado en clanes, las hienas pardas pasan la mayoría del tiempo solas, interactuando únicamente a través de las marcas olorosas dejadas en su territorio por medio de las glándulas anales.

Se ha observado la existencia de una jerarquía lineal entre individuos del mismo sexo de las hienas pardas. Sin embargo, machos y hembras pueden ser dominantes sobre los jóvenes independientemente de su sexo. Este tipo de relaciones varía mucho entre poblaciones, probablemente debido a las diferencias de densidad de cada una, llegando a ser completamente igualitarias en algunos casos.

Existe escasa agresividad dentro de los grupos de hienas pardas e incluso con los individuos nómadas, pero no así con los machos de otros clanes vecinos con los que se producen encuentros violentos. Los encuentros entre individuos del mismo clan conlleva un conjunto de movimientos gestuales como contraer el hocico y mostrar la dentición, marcar mordiscos y sacudir el cuello del individuo sumiso o mostrar los cuartos traseros y las glándulas anales para indicar el rango de cada uno.

Las hienas pardas pueden criar en cualquier época del año. Cada camada consta de uno a cuatro cachorros y las hembras pueden cuidar de las crías de otras hembras, pero dando siempre prioridad a las suyas (Watts y Holekamp, 2007). A veces varias hembras pueden compartir un único cubil.

Los restos fósiles del Pleistoceno del género *Parahyaena* se encuentran en el este de África (Werdelin y Barthelme, 1997), a pesar de que su distribución actual se encuentra localizada en regiones mucho más meridionales. Según estudios realizados con datos genéticos, la especie continuó en África durante los periodos glaciales del Pleistoceno hasta que se dispersaron fuera del continente africano hace aproximadamente 130.000 años (Rohland *et al.*, 2005).



#### 2.4.4. Proteles, Aardwolf o lobo de tierra: *Proteles cristatus* SPARRMAN, 1.783



*Proteles cristatus* es un hiénido de pequeño tamaño con una dieta insectívora muy especializada que se encuentra distribuido en dos poblaciones aisladas unos 1.500 Km, por la barrera de los bosques húmedos, en el sur y el este de África (Richardson, 1987; Mills y Hofer, 1998). Se considera una subfamilia dentro de la Familia Hyaenidae, Protelinae, por sus caracteres netamente autapomórficos (Werdelin y Solounias, 1991). La longitud de cabeza y cuerpo es de 50-80 cm y la cola 20-30 cm. La altura en la cruz es de 45-50 cm y su peso oscila entre 8 y 12 Kg, con una media de 10 Kg. Las patas son largas y delgadas, siendo más cortas las posteriores, lo que da lugar a la típica espalda inclinada de los hiénidos. Tiene un pelaje semejante al de la hiena rayada, con líneas verticales en los costados y horizontales en la cola. Su pelo es fosco y más largo en la melena, sobre la columna vertebral y en las patas. Se ha sugerido que la semejanza con la hiena rayada pueda ser un caso de mimetismo (Mimicry) (Gingerich, 1975). Este consistiría en un proceso de convergencia evolutiva o paralelismo en el que esta especie conseguiría protegerse de los depredadores gracias a su semejanza con la otra especie que no se puede consumir por ser más peligrosa. Este mimetismo serviría como protección ante potenciales depredadores como los chacales, dada la mayor vulnerabilidad de *Proteles*. Sin embargo, esta semejanza también puede deberse, sencillamente, a la retención de caracteres primitivos (Kingdon, 1977).

*Proteles* presenta varias adaptaciones especializadas para su dieta insectívora (mirmecófaga) (Wilson y Mittermeier, 2009), tales como una larga lengua espatulada, con grandes papilas, y una glándula submaxilar que produce una saliva pegajosa (Koehler y Richardson, 1990). Los premolares y molares están reducidos y los incisivos distanciados en los maxilares para permitir el paso de la lengua, mientras que los caninos se mantienen y son empleados en las disputas territoriales intraespecíficas o en sus enfrentamientos con los chacales. La fórmula dentaria de *Proteles* es  $3/3, 1/1, 3/2-1, 1/1-2 = 28-32$ . El paladar también se ha modificado, ensanchándose y con ambos lados paralelos. Sin embargo, a pesar de las numerosas autapomorfías, *Proteles* mantiene muchas de las que le identifican como hiénido, como la presencia de una bulla timpánica muy desarrollada en el basicráneo.

*Proteles* habita en medios abiertos como praderas, praderas arbustivas y sabanas arboladas en zonas áridas y semiáridas aunque, a pesar de no depender de aportes de agua, no alcanzan a vivir en el desierto. Se alimenta casi exclusivamente de

termitas del género *Trinervitermes*, explotando una única especie dentro de cada área de distribución (Kruuk y Sands, 1972; Richardson, 1987; Richardson y Coetzee 1.988; resumido en Richardson, 1990). Estas termitas no sufren la depredación por parte de otras especies debido a las sustancias tóxicas que segregan y a la que *Proteles* se va haciendo tolerante con la edad, por lo que la competencia por esta fuente de alimento es escasa (Richardson, 1987). Esta adaptación pudo verse facilitada por el resistente aparato digestivo del posible antecesor de *Proteles*, adaptado a alimentarse de carne fétida en descomposición (Macdonald, 1992). Las termitas *Trinervitermes* se congregan en la superficie en grandes grupos durante la noche, lo que facilita el acceso a gran número de ellas sin necesidad de excavar en los termiteros (llegan a tomar hasta 2 Kg de termitas en una noche, lo que significa unos 300.000 individuos). Además, estos insectos no son estacionales en la mayoría de las áreas, aportando una fuente de alimento constante a lo largo del año. *Proteles* las captura lamiéndolas directamente del suelo (Wilson y Mittermeier, 2009). Para detectar las colonias de termitas *Proteles* camina durante horas cada noche y emplea tanto el olfato como el oído, que parece tener especialmente bien desarrollado.

Estos hiénidos se refugian en cubiles y salen a buscar alimento principalmente durante la noche. Cada territorio puede incluir entre 5 y 10 cubiles que consisten en madrigueras de liebres agrandadas por este hiénido. Los territorios están muy bien delimitados y marcados por secreciones de la glándula anal y en ellos viven una pareja, hembra y macho, que permanece estable durante varios años (cierto grado de monogamia), más los cachorros de la última camada (Richardson y Coetzee, 1988; Watts y Holekamp, 2007). *Proteles* no presenta dimorfismo sexual. Los territorios son defendidos de posibles invasores por parte de ambos sexos, llevando a cabo una persecución hasta que los intrusos abandonan el mismo. Los enfrentamientos parecen ocurrir solamente durante el periodo de apareamiento. En términos generales los proteles son solitarios y evitan el contacto social.

*Proteles* cría normalmente en el mes de julio, aunque el periodo puede variar según la región. Las hembras realizan numerosas cópulas rápidas no solo con el macho con el que comparten el territorio sino también con recién llegados y dan a luz de una a cuatro crías unos tres meses más tarde. Los machos participan del cuidado de su prole aunque, en todo caso, la búsqueda de alimento se realiza en solitario.

La divergencia entre la rama que dio lugar a las hienas actuales de mayor tamaño y *Proteles* se produjo en una etapa temprana de la evolución del grupo, si bien el momento en que se produjo es aún controvertido ya que los datos cladísticos y genéticos difieren. Según Werdelin y Solounias (1991) el grupo hermano de *Proteles* sería *Pliovierrops*, un hiénido primitivo con aspecto de mangosta de unos 15 M.a de antigüedad, lo que situaría la divergencia hace alrededor de 20 ma. El reloj molecular

basado en el estudio del citocromo b indicaría una edad semejante según Jenks y Werdelin (1998). Sin embargo, el registro fósil más antiguo de *Proteles* es del Pleistoceno inferior (Richardson, 1987a ,b; Werdelin y Solounias, 1991). Por otra parte, los datos genéticos obtenidos por Koepfli *et al.* (2006) sitúan esa divergencia cerca de 10.6 M.a. Estos autores sugieren que resulta más ajustada esta última datación que reduce el tiempo entre la divergencia y el primer registro fósil porque, entre otros argumentos, la posición filogenética de un antepasado tan antiguo es difícil de resolver al integrarla con otros hiénidos primitivos conocidos como *Tungurictis*, *Tongxinictis* o *Thalassictis*. En su propuesta, *Proteles* compartiría un ancestro común de la línea *Lycyaena-Chasmaporthetes*, que eran hiénidos cursoriales que se alimentaban de carne y huesos y que se inició al final del Mioceno medio, cerca de 11.8 M.a (Werdelin y Solounias, 1991, 1996). Esta hipótesis ya fue propuesta por Ewer y Cooke (1964) y más tarde Ewer (1973) y se apoya en el hecho de que *Proteles* comparte caracteres derivados en la dentición (reducción de premolares y molares) con los otros tres géneros de hienas actuales. Esta controversia se encuentra sintetizada en Koepfli *et al.*, 2006. Finalmente estos autores sugieren que la transición de una dieta carnívora a insectívora pudo producirse en un momento de expansión de las praderas debido a cambios en el clima que alcanzaron el África subsahariana desde el Mioceno superior hasta el Pleistoceno inferior (Jacobs *et al.*, 1999; Potts y Behrensmeyer, 1992) explotando un nicho sin ocupar debido a la gran presión de selección que ocurría durante el Plioceno por la alta diversidad de hiénidos existente (Hunt, 1996; Turner y Antón, 2004; Werdelin, 2003a, 2003b).

## 2.5. RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LAS ESPECIES ACTUALES

El parentesco de las cuatro especies actuales se ha interpretado a partir de sus rasgos anatómicos y genéticos. Obviamente, desde el punto de vista anatómico, el parecido de las tres especies mayores parece indicar una relación más estrecha entre sí que con *Proteles*, que parece provenir de un ancestro más antiguo. El análisis filogenético basado en un gran número de caracteres para el nodo 14 realizado por Werdelin y Solounias (1991) indicaron que, efectivamente, *Proteles cristatus* es el grupo hermano de las otras tres especies mayores, cuya relación resulta más difícil de concretar, y que su origen común se remonta a África hace entre 15 y 7 Ma. No obstante, en este análisis y a pesar de la gran cantidad de datos craneales, de la dentición y del esqueleto postcraneal, se encontraron escasos caracteres filogenéticos realmente útiles. Esto les llevó a realizar dos análisis diferentes: en el primero se excluyó a *P. cristatus* debido a lo derivado y reducido de sus caracteres dentales y el árbol resultante unía a *P. brunnea* y *C. crocuta* como grupos hermanos, mientras que en el segundo incluyeron a *P. cristatus* y los árboles resultantes mostraban la misma

parsimonia con *H. hyaena* o *P. brunnea* como grupos hermana de *C. crocuta*. Por lo tanto los resultados anatómicos mostraron no ser concluyentes con respecto a la relación filogenética de estas tres especies (Werdelin y Solounias, 1991).

Koepfli *et al.* (2006) sintetizaron las hipótesis filogenéticas con respecto a la relación de las especies de hiénidos actuales. La primera, sostenida por Gaudry (1862–1867) y luego Pilgrim (1932), Ewer (1955), Thenius (1966) y Hendey (1974) planteaba que *H. hyaena* y *P. brunnea* estaban más emparentadas entre sí que con *C. crocuta*. Sin embargo, el mismo Hendey (1974) consideró a *H. hyaena* y *P. brunnea* como “parientes lejanos” que divergieron ya en el Mioceno, debido a que, según ese autor, *P. brunnea* comparte un ancestro común con el género extinto *Pachycrocuta*. Esto le llevó a crear el subgénero *Parahyaena* e incluir en él únicamente a *P. brunnea*., que antes compartía el género *Hyaena* con *H. hyaena*. Posteriormente Werdelin y Solounias (1991) elevaron el subgénero a rango de género. Por otra parte, si la adaptación a fracturar huesos mediante los premolares reforzados es derivada dentro de los hiénidos, *Hyaena* se encontraría más relacionado con *Crocuta* que con *Parahyaena* (Werdelin, 1996a, b; Werdelin y Solounias, 1996).

La segunda hipótesis general sobre el grupo y basada en los análisis cladísticos de Galiano y Frailey (1977) ubicaban a *Proteles* en una nueva familia o subfamilia, Protelidae o Protelinae, debido a sus caracteres apomórficos consecuencia de la adaptación a su dieta basada en termitas.

Ante las incertidumbres de los resultados basados en datos morfométricos los análisis genéticos ayudaron a elucidar el parentesco entre las especies de grandes hiénidos actuales. Wurster y Benirschke (1968) analizaron los datos cariotípicos y mitocondriales que *Proteles*, *Hyaena* y *Crocuta* y encontraron que éstos presentaban características casi idénticas, lo que sugería una relación filogenética muy estrecha. Más tarde Jenks y Werdelin (1998) compararon las secuencias genéticas mitocondriales del citocromo b y su análisis demostró que aparentemente *Proteles* era el hiénido más basal y que *Crocuta* era grupo hermano de *Hyaena* y *Parahyaena*, que a su vez lo eran entre sí.

Koepfli *et al.* (2006) realizaron una matriz donde se comparaban siete segmentos de genes nucleares y el gen mitocondrial citocromo b completo de las especies de hienas vivientes más los de otras especies de las principales familias de Feliformia, como ya se ha comentado anteriormente, para conocer también los grupos hermanos de los hiénidos. Los análisis de parsimonia y máxima probabilidad confirmaron la agrupación de *Parahyaena* y *Hyaena*, siendo *Crocuta* su grupo hermano y *Proteles* la línea más basal de todos. El grupo hermano de los hiénidos resultó ser un clado de feliformes que contiene a herpéstidos y al extinto grupo *Cryptoprocta*. Por lo tanto, la relación de parentesco entre las tres especies de hiénidos mayores,

adaptadas a fracturar huesos (*Crocota*, *Hyaena*, y *Parahyaena*), resulta incongruente con la mayoría de los análisis morfológicos previos, por lo que estos autores sugirieron reevaluar los caracteres filogenéticos considerados hasta el momento. La divergencia entre el clado de feliformes y los hiénidos, según el análisis del reloj molecular bayesiano, se produjo hace unos 29.2 Ma, en el Oligoceno medio y la separación de *Proteles* hace 10.6 Ma, siendo más reciente de lo que indicaba el análisis morfológico. Esto sugiere que *Proteles* derivó de un antecesor que se alimentaba de carne y era capaz de fracturar huesos y que vivió durante el Mioceno superior. Quizás su peculiar adaptación a la dieta insectívora se debió a la intensa competencia entre las diversas especies de hiénidos y otros carnívoros de aquella época. *Proteles* sería el único superviviente del entonces diverso grupo de hiénidos con aspecto de cánido. La separación de *Crocota* frente a *Hyaena* y *Parahyaena* se produciría hacia 8.6 Ma generándose dos linajes, el primero más adaptado a la caza y el segundo, conteniendo a los mencionados géneros, más carroñero. Posteriormente, se produciría la divergencia entre *Hyaena* y *Parahyaena*, hace alrededor de 4.2 Ma. (Figura 2.8).

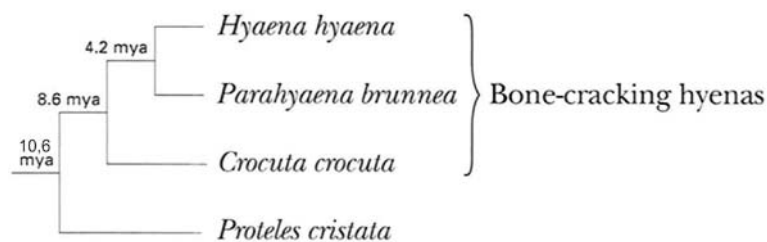


Figura 2.8. Filogenia de las hienas actuales (mya = hace millones de años), Koepfli *et al.*, (2006).

En un análisis genético más general de los carnívoros, Nyakatura y Bininda-Emonds (2012) encuentran que la divergencia del grupo de los hiénidos actuales se produjo hace unos 5.3 Ma. El grupo hermano Herpestidae divergió de su rama evolutiva hace 11.6 Ma. Curiosamente, los hiénidos muestran uno de los lapsos de tiempo más largos entre su origen y la diversificación del grupo, reflejando que las especies modernas representan los restos relictos de lo que fue una radiación evolutiva mucho mayor. Según estos datos, la edad para la divergencia de los hiénidos modernos es incluso 5 Ma inferior de la estimada por Koepfli *et al.* (2006). Sin embargo, la relación filogenética dentro del grupo confirma la de estos autores, con una primera divergencia de *Proteles*, seguida de *Crocota* y por último la relación más estrecha entre los géneros *Hyaena* y *Parahyaena*.

Rohland *et al.*, en 2005, aportaron interesante información sobre la genética de las poblaciones de hiénidos actuales y su dispersión durante el Pleistoceno. Estos autores analizaron secuencias parciales de ADN del gen mitocondrial citocromo b tanto de las especies vivientes mayores como de hienas de las cavernas pleistocenas.

Estas últimas resultaron ser tan semejantes a las *Crocota* actuales que cuestionan su separación en dos especies diferentes. Sin embargo, las diferencias genéticas entre las *Crocota* africanas sugieren la existencia de dos refugios poblacionales durante el Pleistoceno en el norte y el sur del continente. La expansión de este género fuera de África a Eurasia se produjo, según sus datos, en tres oleadas ocurridas hace 3.0, 1.0 y 0.3 Ma. Por su parte, *Hyaena* se expandió fuera de África hace tan sólo 0.1 Ma, lo que indica una enorme capacidad de dispersión del género en muy poco tiempo.

A continuación en la figura 2.9 se muestran unas fotografías de las cuatro especies actuales de la Familia Hyaenidae.



*Crocota crocuta* (Fotografía Luis de Luque).



*Hyaena hyaena* (Fotografía Mark Deeble y Victoria Stone).



*Parahyaena brunnea* (Fotografía Martin Harvey).



*Proteles cristatus* (Fotografía Tony Heald).

Figura 2.9. Fotografías de los cuatro especies de hienas actuales.

## 2.6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agnarsson, I., Kuntner, M. y May-Collado, L.J. 2010.** Dogs, cats, and kin: A molecular species-level phylogeny of Carnivora. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54, 3: 726-745.
- De Beaumont, G. 1967.** Observations sur les Herpestinae (Viverridae, Carnivora) de l'Oligocene superieur avec quelques remarques sur des Hyaenidae du Neogene. *Archives des Sciences*, Geneve, 20:79-108.
- De Beaumont, G. y Mein, P. 1972.** Recherches sur le genre *Plioviverrops* Kretzoi (Carnivora, ?Hyaenidae). *Archives Sci Geneve*, 25: 383-394.
- De Beaumont, G. 1973.** Note sur deux interessants Mustelidae (Carnivora) du Miocene Superieur de la Grive-Saint-Alban, Isere. *Archives Sci Geneve*, 26: 93-97.
- Carroll, R.L. 1988.** Vertebrate paleontology and evolution. *W.H. Freeman and Company*.
- Crusafont, M. y Petter, G. 1969.** Contributions a l'étude des Hyaenidae. La sous-famille des Ictitheriinae. *Annales de Paléontologie*, 55 (1): 89-127.
- Colbert, E.H. 1939.** Carnivora of the Tung Gur Formation of Mongolia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 76: 47-81.
- Drea, C.M., Coscia, E.M., y Glickman, S.E. 1999.** Hyenas. *Encyclopedia of reproduction*, 2: 718-725.
- Ewer, R.F. 1955.** The fossil carni-vores of the Transvaal caves. The *Lycyaenas* of Sterkfontein and Swartkrans, together with some general considerations of the Transvaal fossil Hyaenids. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 124: 839-857.
- Ewer, R.F. y Cooke, H.B.S. 1964.** The Pleistocene mammals of southern Africa. *Monographiae Biologicae*, 14: 35-48.
- Ewer, R.F. 1973.** *The carnivores*. i-xv, 494 pp.
- Filhol, H. 1879.** Étude des mammifères fossiles de Saint Gerand le Puy (Allier). *Annales des Sciences Géologiques* (Paris), 10: 1–252.
- Flynn, L.J., Brillanceau, A., Brunet, M., Coppens, Y., Dejax, J., Duperon-Laudoueneix, M., Ekodeck, G., Flanagan, K.M., Heintzd, E., Hellh, J., Jacobsi, L. L., Pilbeama, D. R., Sene, S. y Djallof, S. 1988.** Vertebrate fossils from Cameroon, west Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7 (4): 469-471.
- Flynn, J.J. y Nedbal, M.A. 1998.** Phylogeny of the Carnivora (Mammalia): Congruence vs incompatibility among multiple data sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9 (3): 414-426.
- Flynn, J.J. y Wesley-Hunt, G.D. 2005.** Carnivora. In: Rose K.D. and Archibald J.D. (eds.) *The rise of placental mammals: origins and relationships of the major extant clades*: 175-198.



- Frank, L.G., Davidson, J.M. y Smith, E.R., 1985.** Androgen levels in the spotted Hyena *Crocota-crocota* – The influence of social factors. *Journal of Zoology*, 206: 525-531.
- Galiano, H. y Frailey, D. 1977.** *Chasmaporthetes kani*, new species from Chiua, with remarks on phylogenetic relationships of genera within the Hyaenidae (Mammalia, Carnivora). *American Museum Novitates*, 2632: 1-16.
- Gaubert, P., Tranier, M., Veron, G., Kock, D., Dunham, A.E., Taylor, P.J., Stuart, C., Stuart, T. y Wozencraft, W.C. 2003.** Case 3204. *Viverra maculata* Gray, 1830 (currently *Genetta maculata*; Mammalia, Carnivora): Proposed conservation of the specific name. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 60 (1): 45-47.
- Gaubert P. y Veron G. 2003.** Exhaustive sample set among Viverridae reveals the sister-group of felids: the linsangs as a case of extreme morphological convergence within Feliformia. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 270 (1532): 2523-2530.
- Gaudry, A. 1862–1867.** Animaux fossiles et Géologie de L'Attique. Paris, Savv.
- Ginsburg, L. 1999.** Order Carnivora. *The Miocene land mammals of Europe*. 109-148.
- Gingerich, P.D. 1975.** New North American Plesiadapidae (Mammalia, Primates) and a biostratigraphic zonation of the Middle and Upper Paleocene. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 24: 135-148.
- Gregory W.K. 1910.** The orders of Mammals. *New York Bulletin of the American Museum of Natural History*, 27: 1-524.
- Gregory, W.K. y Hellman, M. 1939.** On the evolution and major classification of the Civets (Viverridae) and allied fossil and recent Carnivora : a phylogenetic study of the skull and dentition. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 81: 309-392.
- Guanfang, C. y Schmidt-Kittler, N. 1983.** The deciduous dentition of *Percrocota kretzoi* and the diphyletic origin of the hyaenas (Carnivora, Mammalia). *Palaeontologische Zeitschrift*, 57 (1-2): 159-169.
- Hamilton, W.J., Tilson, R.L. y Frank, L.G. 1986.** Sexual monomorphism in spotted Hyenas, *Crocota-crocota*. *Ethology*, 71 (1): 63-73.
- Hay, O. P. 1921.** Descriptions of species of Pleistocene vertebrata, types or specimens most of which are preserved in the United States National Museum. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 59: 599-642.
- Hendey, Q.B. 1974.** Faunal dating of Late Cenozoic of Southern Africa, with special reference to carnivora. *Quaternary Research*, 4, 2: 149-161.
- Hillson, S. 2005.** *Teeth. Second edition*. i-xiv, 1-373 pp.
- Holekamp, K.E. 2006.** Spotted hyenas. *Current Biology*, 16: R944-R945.
- Holekamp, K.E., Sakai, S.T. y Lundrigan, B.L. 2007.** The spotted hyena (*Crocota crocota*) as a model system for study of the evolution of intelligence. *Journal of Mammalogy*, 88: 545-554.

- Hunt, R.M. 1974.** Auditory bulla in carnivora – Anatomical basis for reappraisal of carnivore evolution. *Journal of Morphology*, 143 (1): 21-75.
- Hunt, R.M. Jr. 1987.** Evolution of the aeluroid Carnivora: significance of auditory structure in the nimravid cat *Dinictis*. *American Museum Novitates*: 1-74.
- Hunt, R. M. Jr. 1991.** Evolution of the aeluroid Carnivora: viverrid affinities of the Miocene carnivoran *Herpestides*. *American Museum Novitates*: 1-34.
- Hunt, R.M. Jr. 1996.** *Biogeography of the Order Carnivora*. 485-541 pp.
- Hunt, R.M. Jr. y Solounias, N. 1991.** Evolution of the aeluroid Carnivora: hyaenid affinities of the Miocene carnivoran *Tungurictis spocki* from inner Mongolia. *American Museum Novitates*: 1-25.
- Hunt, R.M. Jr. y Tedford, R.H. 1993.** *Phylogenetic-relationships within the Aeluroid Carnivora and implications of their temporal and geographic-distribution*. 53-73.
- Jacobs, B.F., Kingston, J.D. y Jacobs, L.L. 1999.** The origin of grass-dominated ecosystems. *Annals of the Missouri Botanical Gardens*, 86: 590-643.
- Jenks, S., y Werdelin, L. 1998.** Taxonomy and systematics of living hyaenas (Family Hyaenidae). En: Mills, M. G. L. & Hofer, H. (compilers) *Hyaenas: status survey and conservation action plan*, IUCN. Gland, Switzerland. 8-17.
- Kingdon, J. 1977.** East African Mammals: Carnivores. Vol. 3A. *Academic Press*.
- Koehler, C.E. y Richardson, P.R.K. 1990.** *Proteles cristatus*. *Mammalian Species*: 1-6.
- Koepfli, K.P., Jenks, S.M., Eizirik, E., Zahirpour, T., Van Valkenburgh, B. y Wayne R.K. 2006.** Molecular systematics of the Hyaenidae: Relationships of a relictual lineage resolved by a molecular supermatrix. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38 (3): 603-620.
- Kretzoi, M. 1938.** Die Raubtiere von Gombaszog nebst einer Uebersicht der Gesamtfauna (Ein Beitrag zur Stratigraphie des Altquartars.). *Annales Historico Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 31: 88-157.
- Kruuk, H. 1972.** *The spotted hyena. A study of predation and social behavior*. 1-335 pp.
- Kruuk, H. 1976.** Biological function of gulls attraction towards predators. *Animal Behaviour*, 24: 146-153.
- Kruuk, H. y Sands, W.A. 1972.** The aardwolf *Proteles cristatus* (Sparrman 1783) as predator of termites. *East African Wildlife Journal*, 10 (3): 211-227.
- Lewis, M.E. y Werdelin, L. 2000.** The evolution of spotted hyaenas (*Crocuta crocuta*). *Hyaena Specialist Group Newsletter*, 7: 34-36.
- Lindeque, M. y Skinner, J.D. 1982.** Fetal androgens and sexual mimicry in spotted hyaenas (*Crocuta crocuta*). *Journal of reproduction & fertility*, 65: 405-410.
- Linnaeus, C. 1758.** *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio Decima, Reformata. Tomus I.* Laurentii Salvii, Stockholm. 824 pp.
- Macdonald, D.W. 1992.** Cause of wild dog deaths. *Nature*, 360 (6405): 633-634.

- McKenna, M.C. y Bell, S.K. 1997.** *Classification of mammals: above the species level*. i-xiii. 1-631 pp.
- Mills, M.G.L. 1982a.** The mating system of the brown hyena, *Hyaena brunnea* in the southern Kalahari. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10: 131-136.
- Mills, M.G.L. 1982b.** Factors affecting group-size and territory size of the brown hyena, *Hyaena brunnea* in the southern Kalahari. *Journal of Zoology*, 198: 39-51.
- Mills, M.G.L. 1982c.** *Hyaena brunnea*. *Mammalian Species*, 1-5.
- Mills, M.G.L. 1982d.** Diet & foraging behaviour of the brown hyaena, *Hyaena brunnea* Thunberg 1820 in the southern Kalahari. *Zoological Society of Southern Africa Occasional Bulletin*, 2: 136-136.
- Mills, M.G.L. 1990.** *Kalahari hyaenas: comparative behavioural ecology of two species*. Unwin Hyman, London, xvi + 304 pp.
- Mills, M.G.L. y Hofer, H. 1998.** *Hyaenas*. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Hyaena Group. IUCN. 154 pp.
- Morales, J., Pickford, M., Soria, D. y Fraile, S. 1998.** New carnivores from the basal Middle Miocene of Arrisdrift, Namibia. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 91 (1): 27-40.
- Neaves, W.B., Griffin, J.E. y Wilson, J.D. 1980.** Sexual dimorphism of the phallus in spotted hyena (*Crocota-crocota*). *Journal of Reproduction and Fertility*, 59 (2): 509-513.
- Nyakatura, K. y Bininda-Emonds, O.R.P. 2012.** Updating the evolutionary history of Carnivora (Mammalia): a new species-level supertree complete with divergence time estimates. *BMC Biology*, 10.
- Pilgrim, G.E. 1932.** The fossil Carnivora of India. *Palaeontologia Indica*, 18: 1-232.
- Piveteau, J. 1961.** Représentations de carnivores dans l'art du Paléolithique supérieur. *Traité de Paléontologie*, VI, 1: 821-830
- Pocock, R.I. 1916.** On some of the external structural characters of the Striped Hyaena (*Hyaena hyaena*) and related genera and species. *Annals & Magazine of Natural History*, 17: 330-343.
- Potts, R. y Behrensmeyer, A.K. 1992.** Late Cenozoic terrestrial ecosystems. En: *Terrestrial Ecosystems through time*. Chicago University. 419-541 pp.
- Racey, P.A. y Skinner, J.D. 1979.** Endocrine aspects of sexual mimicry in spotted hyaenas *Crocota-crocota*. *Journal of Zoology*, 187: 315-326.
- Rensberger, J.M. y Stefen, C. 1995.** Enamel specialization in hyenas-A structure for assessing bone-eating behavior in carnivorous mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15: 49A-49A.
- Richardson, P.R.K. 1987.** Aardwolf – The most specialized myrmecophagous mammal. *South African Journal of Science*, 83: 643-646.

- Richardson, P.R.K. y Coetzee, M. 1988.** Mate desertion in response to female promiscuity in the socially monogamous Aardwolf *Proteles cristatus*. *South African Journal of Zoology*, 23, 4: 306-308.
- Rieger, I. 1981.** *Hyaena hyaena*. *Mammalian Species*: 1-5.
- Rohland, N., Pollack, J.L., Nagel, D., Beauval, C., Airvaux, J., Paabo, S. y Hofreiter, M. 2005.** The population history of extant and extinct hyenas. *Molecular Biology and Evolution*, 22, 12: 2435-2443.
- Romer, A.S. 1974.** L'origine des classes de vertebres. *Recherche*, 33: 347-361.
- Richardson, P.R.K. 1990.** The lick of the Aardwolf. *Journal of Natural History*, 90: 78-85.
- Schmidt-Kittler, N. 1976.** Raubtiere aus dem Jungtertiar Kleinasiens. *Palaeontographica Abteilung A*, 155 (1-4): 1-131.
- Semenov, Y. 1989.** Ictitheres and morphologically similar hyenas from the Neogene of the USSR. *Naukova dumka*, 1: 1-180.
- Semenov, Y. 2008.** Taxonomical reappraisal of "ictitheres" (Mammalia, Carnivora) from the Late Miocene of Kenya. *Comptes Rendus Palevol*, 7 (8): 529-539.
- Simpson, G.G. 1945.** The principles of classification and a classification of Mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85: 1-114.
- Sparrman, 1783.** A Voyage to the Cape of Good Hope, Towards the Antarctic Polar Circle and Round the world; but Chiefly to the Country of the Hottentots and caffres from the year 1772 to 1776 English translation 1785 by George Forester G. G. J. Robinson & Robinson, London.
- Thenius, E. 1966.** Zur Stammesgeschichte der Hyänen (Carnivora, Mammalia). *Zeitschrift fuer Saugietierkunde*, 31: 293-300.
- Thenius, E. 1969.** Über das Vorkommen fossiler Schneeleoparden (Subgenus *Uncia*, Carnivora, Mammalia). *Saugetierkundliche Mitteilungen*, 17: 234-242.
- Thunberg, C.P. 1820.** Beskrifning och teckning på ett nytt species, *Hyaena brunnea*. Kongliga Vetenskapsakademiens Handlingar för år, 59-65.
- Turner, A. y Anton, M. 2004.** *Evolving Eden: an illustrated guide to the evolution of the African large-mammal fauna*. 1-269 pp.
- Van Valkenburgh, B., Wang, X.M. y Damuth, J. 2004.** Cope's rule, hypercarnivory, and extinction in North American canids. *Science*, 306: 101-104.
- Viret, J. 1929.** *Tomocyon grivensis* n. gen. n. sp. et les Canides de la Grive Saint-Alban (Isère). *Bulletin De La Societe Geologique De France*, 29: 217-226.
- Wang, X.M. 2004.** New materials of *Tungurictis* (Hyaenidae, Carnivora) from Tunggur Formation, Nei Mongol. *Vertebrata Palasiatica*, 42 (2): 144-153.
- Watts, H.E. y Holekamp, K.E. 2007.** *Hyena societies*. *Current Biology*, 17 (16): R657-R660.
- Werdelin, L. 1989.** Constraint and Adaptation in the Bone-Cracking Canid *Osteoborus* (Mammalia, Canidae). *Paleobiology*, 15 (4): 387-401.

- Werdelin, L. 1996a.** *Carnivoran ecomorphology: a phylogenetic perspective*. 582-624 pp.
- Werdelin, L. 1996b.** *Carnivores, exclusive of Hyaenidae, from the Later Miocene of Europe and western Asia*. 271-289 pp.
- Werdelin, L. 2003a.** Carnivora from the Kanapoi hominid site, Turkana Basin, northern Kenya. En: J. M. Harris and M. G. Leakey (eds.) *Geology and vertebrate paleontology of the early Pliocene site of Kanapoi, northern Kenya*. Los Angeles, Natural History Museum of Los Angeles County, 498: 115-132.
- Werdelin, L. 2003b.** Mio-Pliocene Carnivora from Lothagam, Kenya. En: M. G. Leakey y J. M. Harris (eds.) *Lothagam: The Dawn of Humanity in Eastern Africa*. New York, Columbia University Press: 261-315.
- Werdelin, L. y Barthelme, J. 1997.** Brown hyena (*Parahyaena brunnea*) from the Pleistocene of Kenya. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17 (4): 758-761.
- Werdelin, L. y Solounias, N. 1991.** The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution. *Fossils and Strata*: 1-104.
- Werdelin, L. y Solounias, N. 1996.** *The evolutionary history of hyaenas in Europe and western Asia during the Miocene*. 290-306 pp.
- Wilson, D.E. y Mittermeier, R.A. 2009.** *Carnivores. Handbook of the mammals of the world*. Volume 1.
- Wozencraft, W.C. 1996.** *Classification of the Felidae*. 17-18 pp.
- Wurster, D.H. y Benirsch, K. 1968.** Comparative cytogenetic studies in order carnivora. *Chromosoma*, 24 (3): 336
- Wyss, A.R. y Flynn, J.J. 1993.** A phylogenetic analysis and definition of the carnivora. En: (Szalay, F., Novacek, M. y McKenna, M. eds.) *Mammal Phylogeny: Placentals*, Springer- Verlag, New York. 32-52 pp.
- Yoder, A.D., Burns, M.M., Zehr, S., Delefosse, T., Veron, G., Goodman, S.M. y Flynn, J.J. 2003.** Single origin of Malagasy Carnivora from an African ancestor. *Nature*, 421 (6924): 734-737.



*Reconstrucción del Sistema de yacimientos del Cerro de los Batallones  
Ilustración de Mauricio Antón*

## **EL SISTEMA DE YACIMIENTOS DEL CERRO DE LOS BATALLONES**



### 3. EL SISTEMA DE YACIMIENTOS DEL CERRO DE LOS BATALLONES

#### 3.1. SITUACIÓN GEOGRÁFICA

El Cerro de los Batallones es un cerro testigo que se localiza en el término municipal de Torrejón de Velasco, Madrid, en las proximidades del Km. 33 de la carretera de Ciempozuelos-Torrejón de Velasco (Figura 3.1).

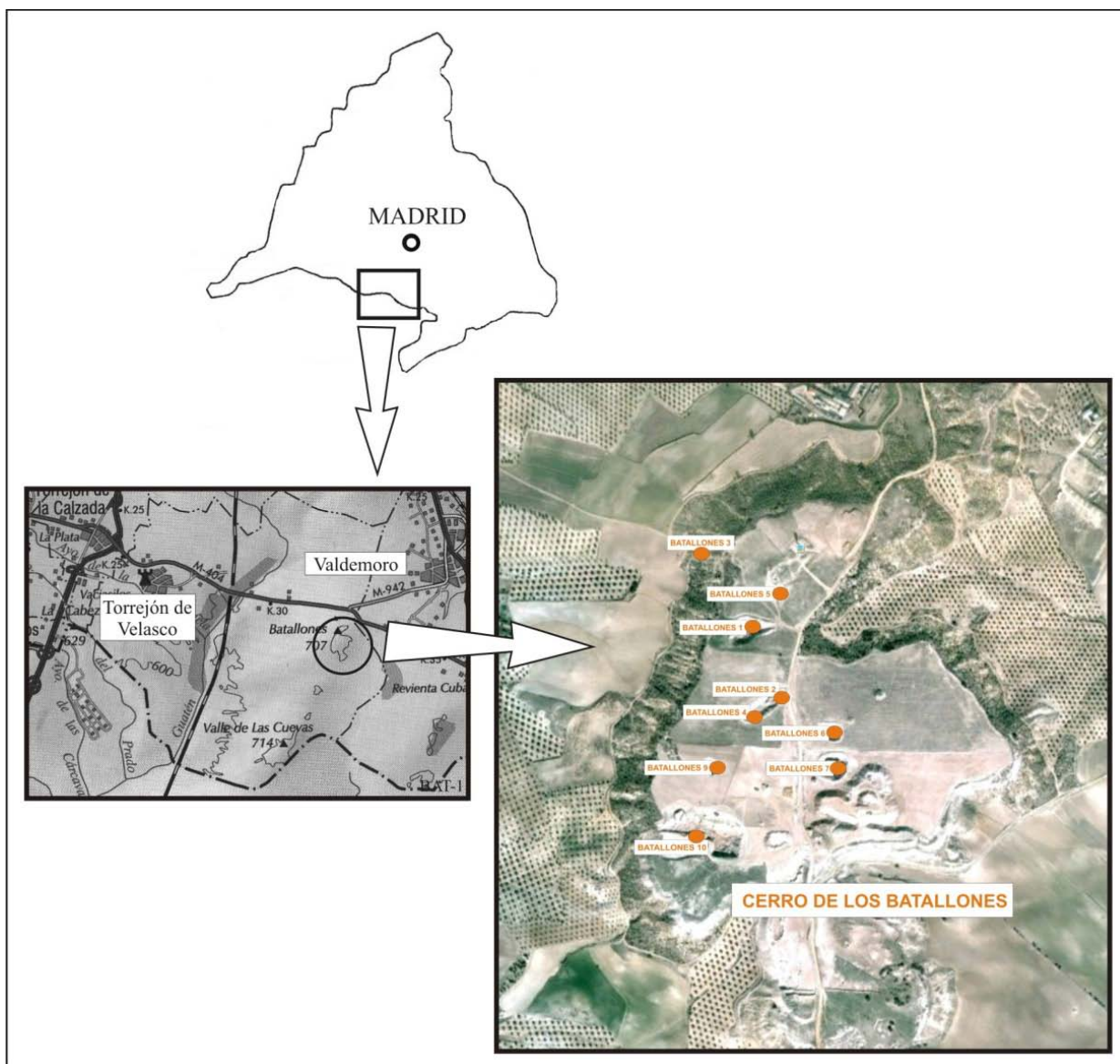


Figura 3.1. Situación geográfica del Cerro de los Batallones con la ubicación de cada uno de los yacimientos paleontológicos.



### **3.2. DESCUBRIMIENTO**

En el Cerro de los Batallones se han documentado hasta la fecha un total de 9 yacimientos paleontológicos de vertebrados.

El primero de los yacimientos, Batallones 1, fue hallado de forma casual en 1991 en el curso de unas explotaciones mineras de sepiolita que la empresa TOLSA, S.A. estaba realizando en la zona. Después de las primeras prospecciones y excavaciones paleontológicas fue evidente que se estaba ante un yacimiento de carácter excepcional, tanto por la conservación de los restos, la cantidad de los mismos e incluso por la rareza de las formas registradas, mayoritariamente carnívoros.

A partir de 1999 se produce una reactivación de las explotaciones de sepiolita del cerro, y la Dirección General de Patrimonio Histórico de la Comunidad de Madrid requiere una serie de seguimientos paleontológicos exhaustivos en la zona. Como consecuencia de estas actuaciones paleontológicas, durante el año 2000 se descubrieron 2 nuevos yacimientos: Batallones 2 y 4.

El yacimiento de Batallones-3 es el único que se encuentra en la ladera del cerro, y cuyo descubrimiento ha sido ajeno a las labores mineras realizadas en la zona. Se debe a un excursionista que en este mismo año 2000 localiza en superficie multitud de fósiles que habían sido removidos en la plantación de pinos (Figura 3.2).

El seguimiento paleontológico constante y directo de la zona de explotación minera durante el verano de 2001 dio resultados positivos, descubriéndose el yacimiento de Batallones 5. Con posterioridad y de la misma manera se localiza el yacimiento de Batallones 6.

A partir del año 2003 comienzan a realizarse campañas de sondeos eléctricos verticales seriados en el área sin explotar del cerro. Esta técnica se ha revelado de gran utilidad para la localización y delimitación de los yacimientos. Como consecuencia de la realización de estas calicatas eléctricas en el año 2003 se descubre el yacimiento de Batallones 7 y en el 2006, Batallones 9. El yacimiento Batallones 10 quedó en el límite del plan de sondeos eléctricos realizados en el año 2006, y aunque se hicieron en la zona prospecciones mecánicas, el yacimiento sólo fue encontrado al comenzarse a explotar la cantera durante la primavera del 2007 (Figura 3.3).

Todos estos yacimientos paleontológicos hallados en el Cerro de los Batallones son de una importancia excepcional, de manera que el cerro fue declarado Bien de Interés Cultural (BIC) de carácter paleontológico por parte de la Comunidad de Madrid en el año 2001. Con posterioridad, en el 2005, se propuso, por parte del Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), la ampliación del área catalogada como BIC hasta el límite con la provincia de Toledo.



Figura 3.2. Vistas generales y de detalle de los yacimientos paleontológicos de Batallones 1, 2, 3 y 4.





Figura 3.3. Vistas generales y de detalle de los yacimientos paleontológicos de Batallones 5, 6, 7, 9 y 10.

### 3.3. CONTEXTO GEOLÓGICO

#### 3.3.1. Geología general de la Cuenca de Madrid

El sistema de yacimientos paleontológicos del Cerro de los Batallones se encuentra incluido dentro de los depósitos terciarios que rellenan la Cuenca de Madrid. Los yacimientos son de edad miocena y se asocian a rellenos sedimentarios muy concretos en un momento en que la sedimentación generalizada de la cuenca terciaria era muy escasa o nula, lo que aporta un interés añadido al estudio tanto de su contenido paleontológico como a su interpretación geológica para la comprensión de la evolución paleogeográfica de la cuenca (Alonso-Zarza *et al.*, 2004, Silva *et al.*, 2004, Morales *et al.*, 2008) (Figura 3.4).

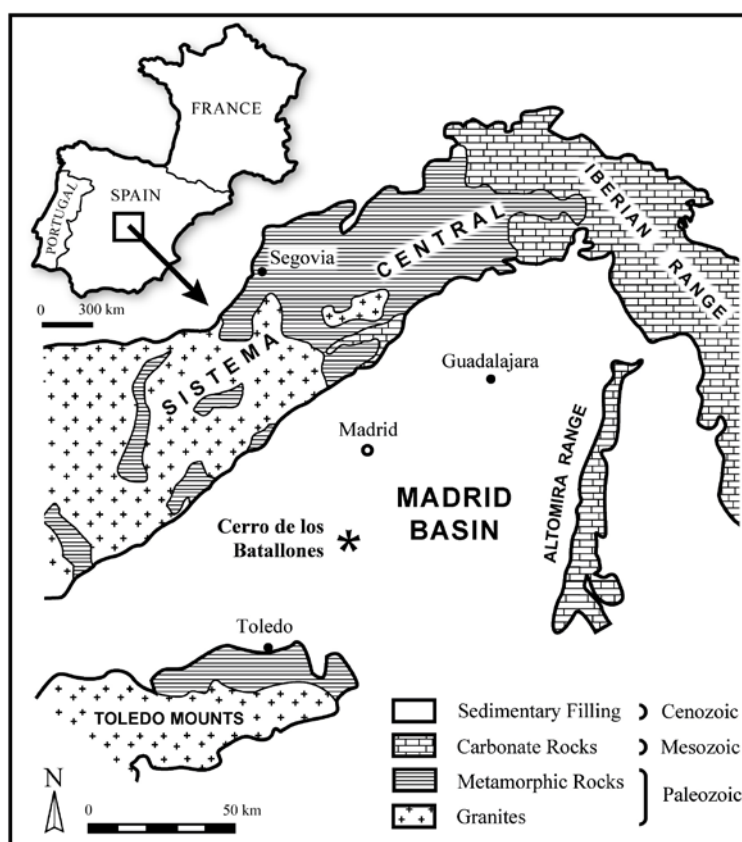


Figura 3.4. Localización del Cerro de los Batallones en la Cuenca de Madrid (Domingo *et al.*, 2013).

La Cuenca de Madrid es consecuencia del Orogenia Alpina, que elevó los relieves hercínicos del Sistema Central y los Montes de Toledo, las cadenas constituidas por materiales mesozoicos y paleógenos de la Rama Castellana de la Cordillera Ibérica, y los mantos ascendidos en la Sierra de Altomira, que durante millones de años configuraron sus límites (Martín Escorza, 1983; Junco y Calvo, 1983). En el interior de la cuenca se depositaron los sedimentos provenientes de la erosión de dichos relieves, dando lugar a un conjunto heterogéneo de depósitos que varían en la

horizontal en función de la litología y la distancia de su área fuente y en la vertical por los procesos de colmatación y las discontinuidades debidas a la reactivación tectónica de la cuenca (Alberdi *et al.*, 1985; Calvo *et al.*, 1993; De Vicente *et al.*, 1996) (Figura 3.5).

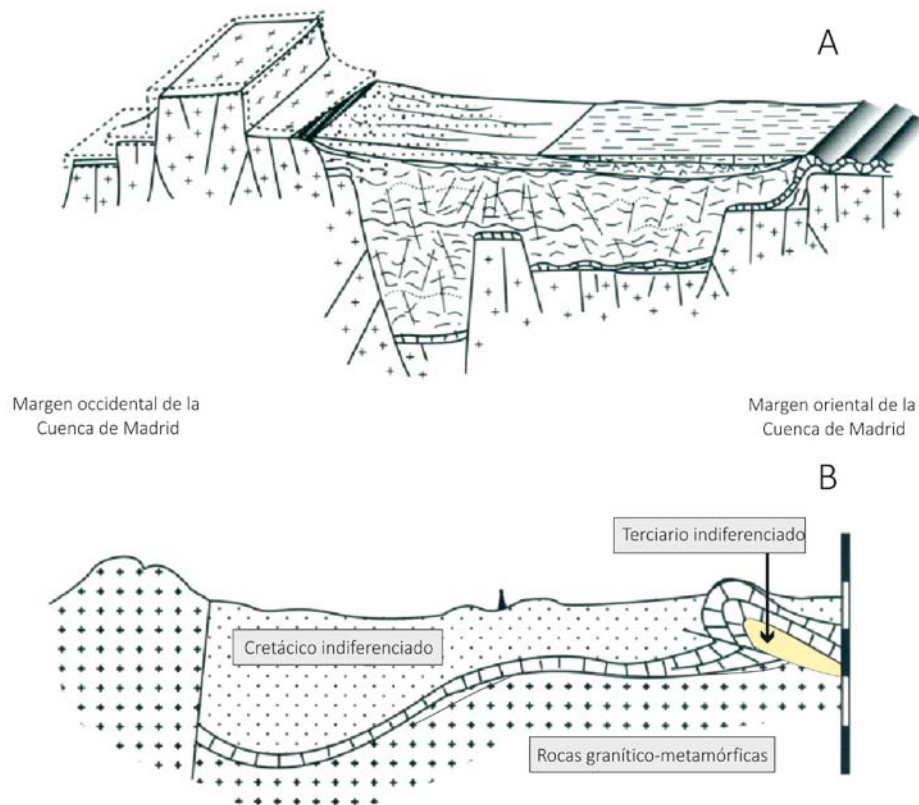


Figura 3.5. Cortes geológicos de la cuenca de Madrid y sus márgenes occidental y oriental (Sierra de Altomira) (Modificado de Calvo, 2000).

- A. Basado en datos geofísicos gravimétricos y magnetométricos mostrando supuestas irregularidades del zócalo sobre el que se depositó la serie terciaria.
- B. Basado en datos de sismica de reflexión en el que se muestra la asimetría del zócalo, aunque sin presencia de fracturas.

En general, este registro sedimentario representa buena parte del Terciario y muestra un conjunto de facies que varían entre aluviales en las zonas proximales hasta facies lacustres evaporíticas en las zonas más distales y centrales de la cuenca. El espesor máximo de estos rellenos se estima en unos 3500 m, de los que alrededor del una tercera parte, entre 600 y 1000 m, corresponderían al relleno neógeno (Calvo *et al.*, 1989). Los depósitos terciarios se encuentran discordantes sobre el sustrato y los márgenes de formaciones precámbricas, paleozoicas y mesozoicas y, por su parte, los materiales neógenos también se encuentran separados por discordancias erosivas de los paleógenos subyacentes.



De modo esquemático, podemos decir que el registro terciario de la cuenca de Madrid comenzó con depósitos terrígenos y evaporitas eocenas que cubrieron las calizas marinas del Cretácico y que representaron el inicio de una sedimentación netamente continental en su interior (IGME, 1989). Posteriormente y en paraconformidad, durante el Eoceno superior y el Oligoceno se sedimentaron margas y carbonatos que hacia techo se hicieron más detríticos y de grano más grueso (Portero y Olivé, 1983). A continuación y de forma discordante, se inició la sedimentación miocena, que dio lugar a un espesor de sedimentos estimado de 500 m (Racero, 1988, Querol, 1989). Estos sedimentos detríticos, carbonatados y evaporíticos muestran una gran riqueza paleontológica y entre ellos se encuentran incluidos los yacimientos del Cerro de los Batallones. Tras el Mioceno se depositaron los últimos registros sedimentarios de la cuenca endorréica, constituidos por sedimentos detríticos y carbonatos pliocenos. Después, de la misma manera que ocurrió en otras cuencas terciarias de la Península, se produjo el paso a condiciones exorréicas y, sobre las capas terciarias, se encajaría la actual red fluvial cuaternaria (Calvo *et al.*, 1993; Calvo, 2004; De Vicente *et al.*, 2011) (Figura 3.6).

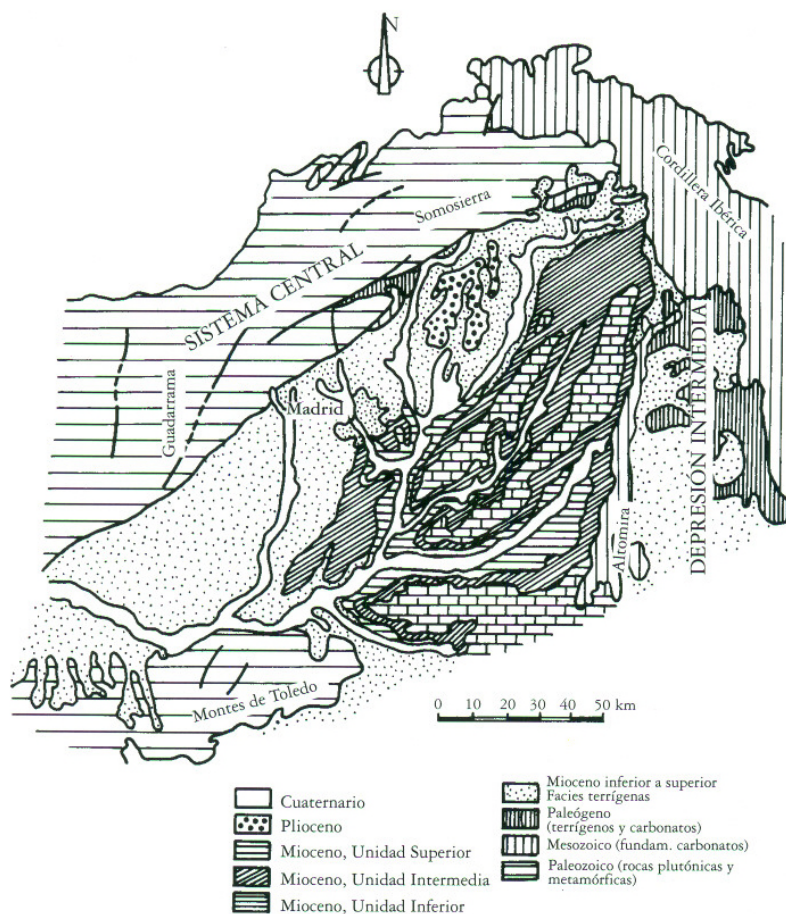


Figura 3.6. Esquema geológico de la Cuenca de Madrid (Morales *et al.*, 2000).

### 3.3.2. Estratigrafía de la Cuenca de Madrid

Los sedimentos miocenos de la Cuenca de Madrid registran varios cambios verticales muy notables que implican importantes modificaciones en los ambientes sedimentarios de aquella época y que han servido para dividirlos en tres unidades estratigráficas: Unidad Inferior, Unidad Intermedia y Unidad Superior (Alberdi *et al.*, 1983; Junco y Calvo, 1983; Antunes *et al.*, 1987, Calvo *et al.* 1993) (Figura 3.7).

Además de los mencionados cambios en la distribución de facies, se han descrito dos importantes discordancias que facilitan su división.

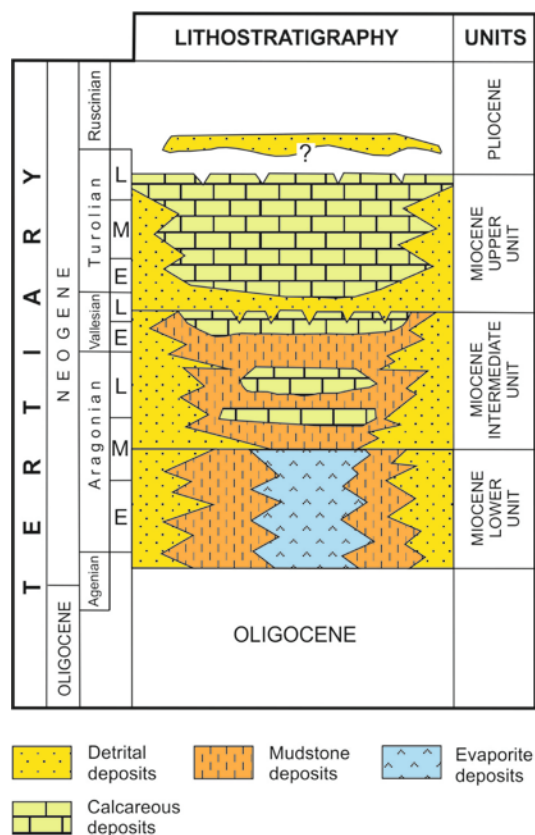


Figura 3.7. Esquema litoestratigráfico del Neógeno de la Comunidad de Madrid mostrando la distribución de las unidades estratigráficas mayores distinguidas dentro del registro sedimentario mioceno (modificado de Calvo., 2000).

La Unidad Inferior, que también se denominó Unidad Salina (García del Cura y López Aguayo, 1979) está constituida por 150 m de potencia de sedimentos que abarcan una edad desde el Ramblense hasta el Aragoniense inferior (ca. 25 a 19 Ma). Los afloramientos corresponden principalmente a evaporitas (yeso, anhidrita, halita y sulfato-Na) formadas en el centro de la cuenca (Ordoñez y García del Cura, 1994). Estos depósitos químicos se formaron en el interior de lagos muy someros rodeados

por abanicos aluviales que se extendían hasta los relieves circundantes, dando lugar a un sistema concéntrico de distribución de facies (Figuras 3.8).

Tras el depósito de la Unidad Inferior se produjo un movimiento tectónico que reactivó la cuenca, produciéndose una discordancia erosiva y un avance de los depósitos aluviales hacia el interior de la misma.

Así se inició la sedimentación de la Unidad Intermedia, que consiste en 200 metros de sedimentos compuestos por detríticos en la base y yesos detríticos, arcillas magnéticas, margas, dolomías y calizas hacia techo. Su edad se considera Aragoniense inferior a Vallesiense inferior (19 a 10 Ma.) (Calvo *et al.*, 1995). En su interior se ha descrito una discordancia que limita dos macrosecuencias dentro de la misma unidad. El ambiente de formación de estos sedimentos es similar al de la unidad anterior, con modelo concéntrico de facies en el que amplios abanicos aluviales iban a parar a lagos cerrados de escasa profundidad, pero con una mayor expansión de los medios lacustres o palustres, temporalmente desecados, en los que son menos frecuentes las evaporitas (yeso) y más los carbonatos (Rodríguez Aranda *et al.*, 1991, Rodríguez Aranda y Calvo, 1997) (Figuras 3.8 y 3.9). En estas facies se encuentran un buen número de los yacimientos de vertebrados de la Cuenca de Madrid. A techo de la Unidad Intermedia se ha descrito un episodio terminal con amplia expansión de los sistemas lacustres (Calvo *et al.* 1989) (Figura 3.10).

Tras la deposición de la Unidad Intermedia se produjo una nueva reactivación de la cuenca que implicó un cambio notable en los medios sedimentarios. En primer lugar se produjo una intensa carstificación de los carbonatos a techo de la Unidad Intermedia (Calvo *et al.*, 1988; Cañaveras *et al.*, 1996) y posteriormente se instaló un conjunto de canales fluviales de dirección Noreste-Suroeste que en principio labraron un conjunto de paleovalles sobre los materiales terminales de la Unidad Intermedia, dando lugar a relieves emergidos que fueron o continuaron siendo carstificados y afectados por intensos procesos de silicificación. Se ha sugerido que este cambio podría estar ligado a un inicio de las condiciones exorréicas en la cuenca (Ordóñez *et al.*, 1985) (Figuras 3.8).

En algún momento entre el fin de la deposición de la Unidad Intermedia y el inicio de la siguiente se produjo la formación de los yacimientos del Cerro de los Batallones. Éste sería previo al avance de los aluviales y posterior al inicio de la carstificación, ya que consisten en un conjunto de rellenos sedimentarios que colmatan varias cavidades excavadas en los depósitos finales de la Unidad Intermedia.

El avance de los aluviales gruesos en dirección norte sur marcaría el principio de la Unidad Superior, también llamada complejo fluvio-lacustre terminal, y constituyen la denominada Red fluvial intramiocena. La Unidad Superior está compuesta por hasta 50 m de espesor de sedimentos que incluyen los mencionados



depósitos terrígenos fluviales en la base y carbonatos (micritas, biomicritas y tobas) tradicionalmente interpretados como originados en un ambiente lacustre a techo (Calvo *et al.*, 1989). Estos carbonatos constituyen las conocidas Calizas del Páramo. La Unidad Superior contiene escasos restos paleontológicos y no sigue la distribución concéntrica de facies, siendo coherente con la instalación de las facies fluvio palustres que se recargaban a partir del agua carbonatada proveniente de los mencionados relieves carbonático-yesíferos carstificados (Figura 3.11). La edad de la Unidad Superior se estima que comprende desde el Vallesiense superior al Turolense (desde aproximadamente 10 hasta 5 Ma).

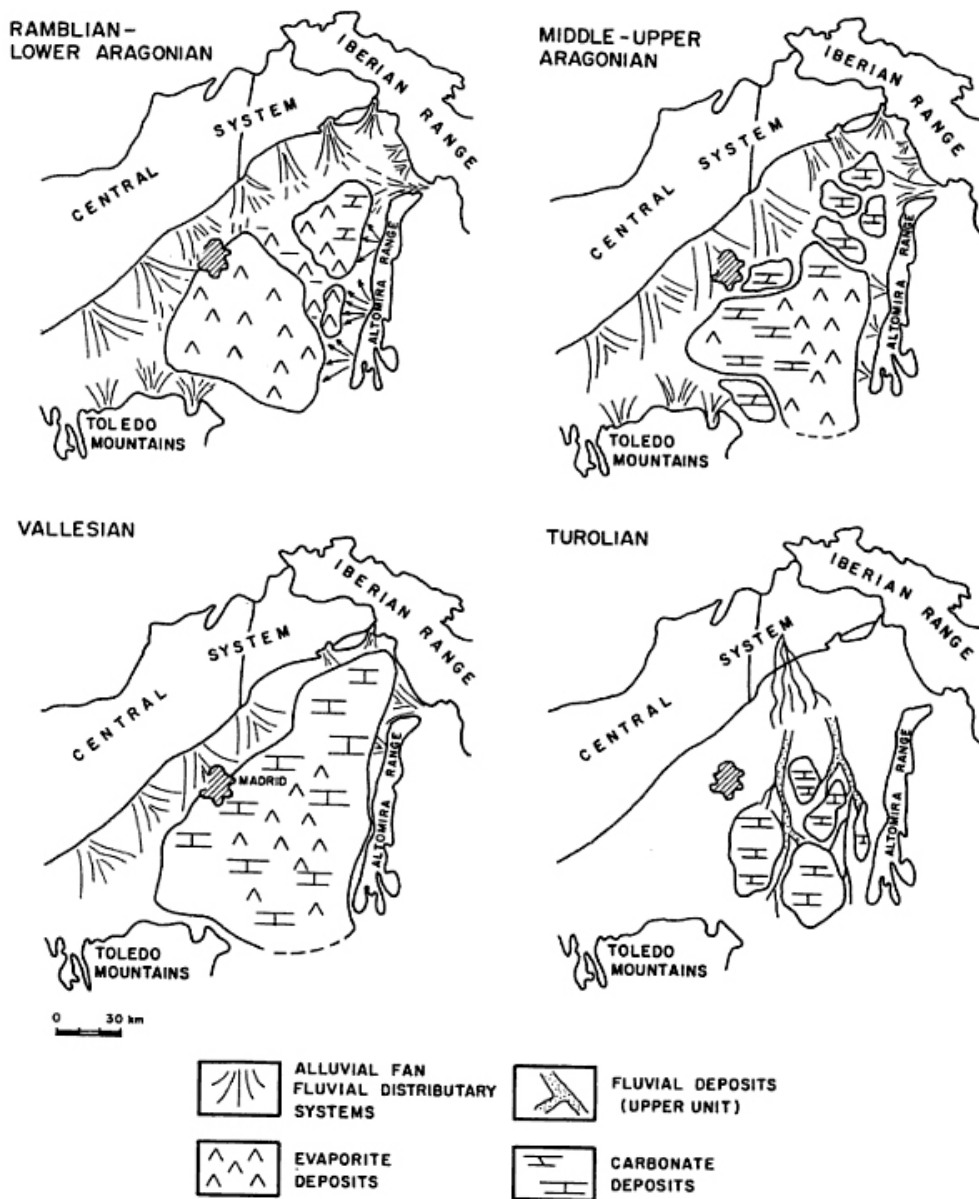


Figura 3.8. Evolución paleogeográfica de los sistemas deposicionales mayores (aluviales y lacustres) en la Cuenca de Madrid a lo largo del Mioceno (Calvo, 2000).

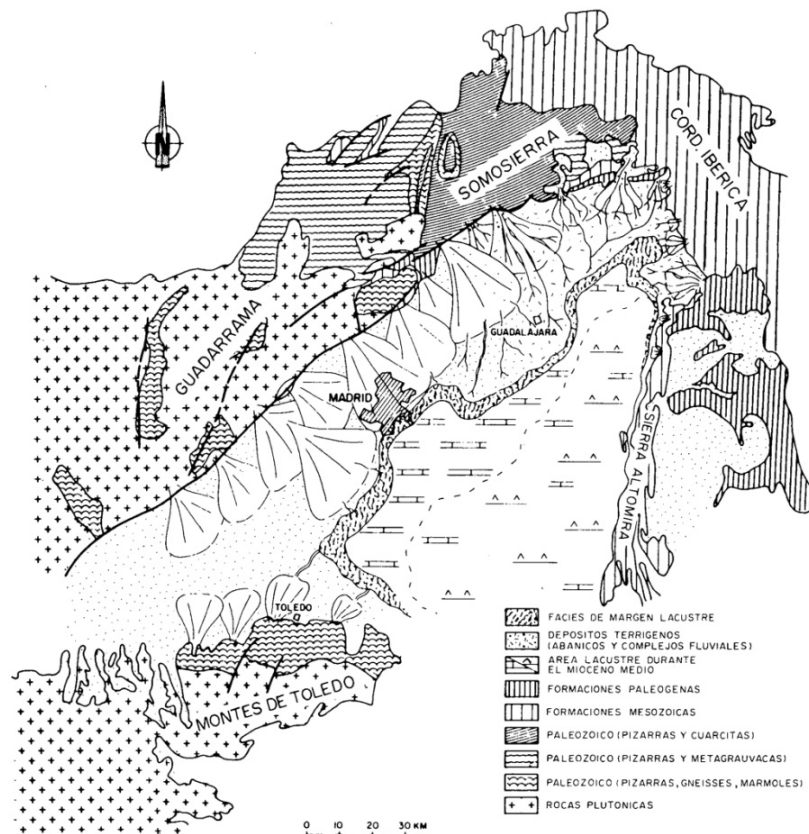


Figura 3.9. Esquema de la distribución de sistemas deposicionales durante el Aragoniense medio y superior (Unidad Intermedia) (Calvo *et al.* 1989).

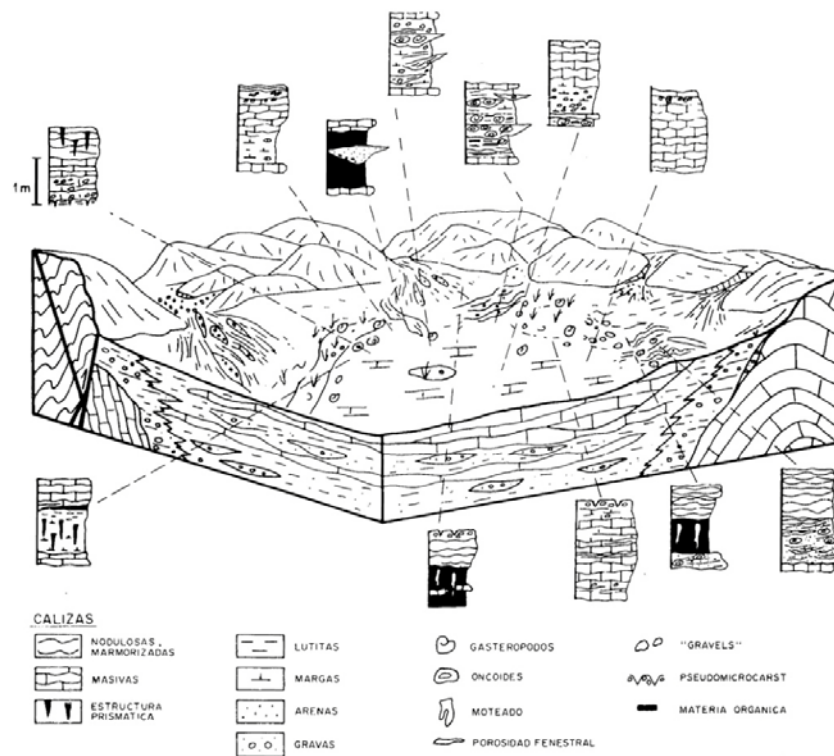


Figura 3.10. Bloque diagrama idealizado de los sistemas lacustres carbonatados del área NE de la cuenca en el estadio terminal de la Unidad Intermedia (Calvo *et al.* 1989).

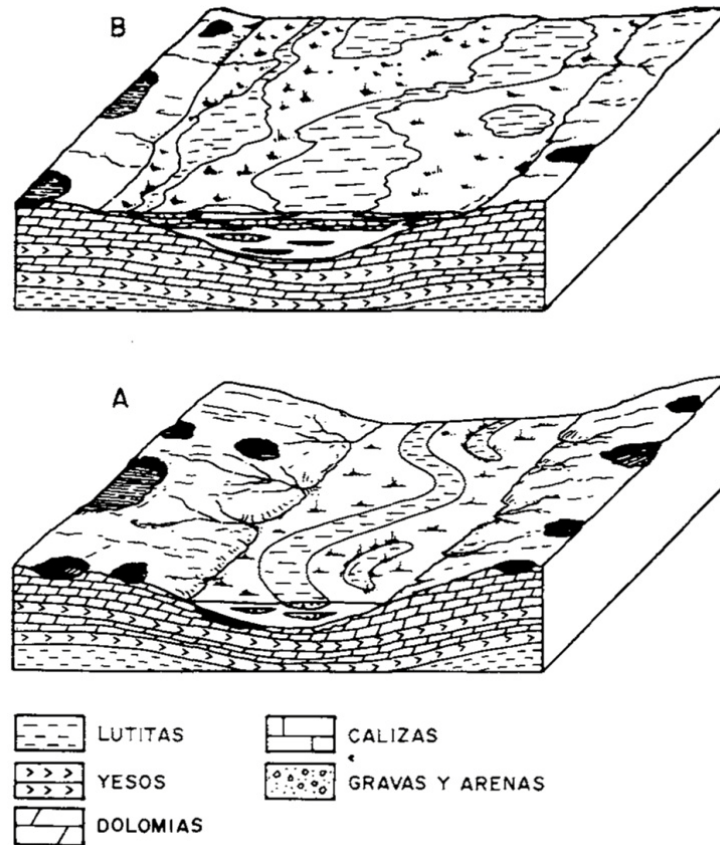


Figura 3.11. Esquema idealizado de la distribución de facies y su control paleomorfológico durante el depósito de la Unidad Superior del Mioceno (Calvo *et al.* 1989).

### 3.3.3. El sistema de yacimientos del Cerro de los Batallones

El Cerro de los Batallones es un cerro testigo resultante de la erosión diferencial de los sedimentos terciarios en la parte central de la Cuenca de Madrid (Silva *et al.*, 2012). El cerro tiene forma de meseta plana, ya que actúa como una superficie estructural debido a la presencia de las capas de margas y carbonatos silicificados, que llegan a formar sílex, más resistentes a la erosión y que típicamente corresponden al techo de la Unidad Intermedia (existe una descripción de estas capas y las unidades en que se dividen en Pozo *et al.*, 2004 y Galán y Pozo, 2011). El Cerro en sí se encuentra en el flanco de una estructura sinclinal de origen cárstico denominada Sinclinal de Los Gózquez - Valle de las Cuevas (Vegas *et al.*, 1975), por lo que las capas buzan ligeramente ( $10-12^\circ$ ) hacia el eje del mismo, en dirección este-sureste (Silva *et al.*, 1998; Morales *et al.*, 2008). Por lo tanto, su origen como relieve es posterior a la Unidad Intermedia y posiblemente correlativo o posterior a la Unidad Superior (Figura 3.12).

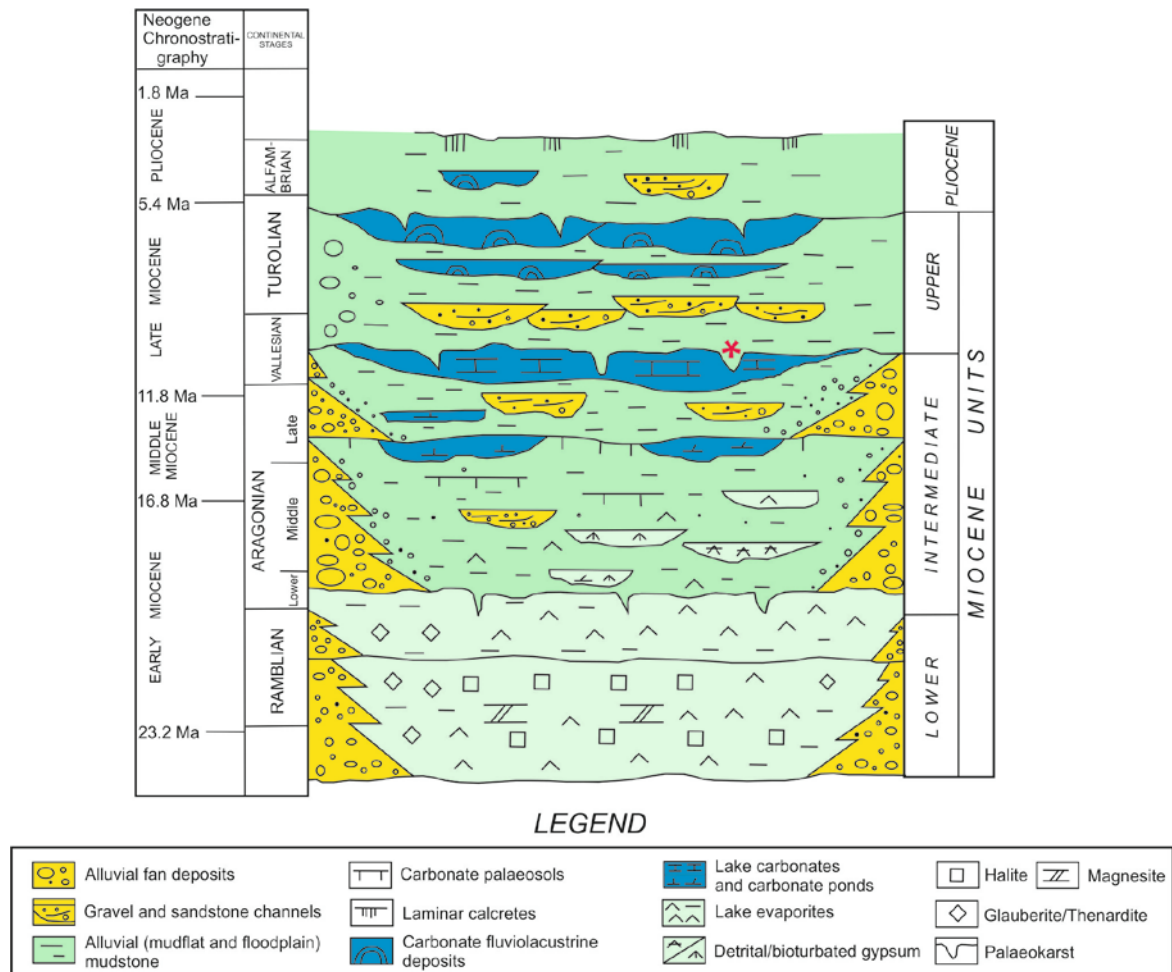


Figura 3.12. Cronoestratigrafía del Neógeno de la Cuenca de Madrid. El asterisco de color rojo indica la localización estratigráfica de los yacimientos del Cerro de los Batallones. (Calvo *et al.*, 2013).

### 3.3.4. Estratigrafía del Cerro de los Batallones

La secuencia estratigráfica del cerro incluye las capas más altas de la Unidad Intermedia, con niveles subhorizontales de lutitas, calizas y, en menor medida, areniscas que han sido descritas desde diferentes perspectivas en numerosas publicaciones (Leguey *et al.*, 1985; Pozo *et al.*, 1985; Calvo *et al.*, 1988; Bellanca *et al.*, 1992; Calvo *et al.*, 1995; Pozo y Casas, 1999; Pozo y Calvo, 2004; Pozo y López, 2004). Sin embargo, el análisis en detalle de la sucesión litoestratigráfica del mismo es muy reciente (Pozo *et al.*, 2003a, 2003b, 2003c, 2004, 2005a, 2005b, 2006, 2007a, 2007b). Esta estratigrafía del Cerro de los Batallones muestra una sucesión de tres unidades litoestratigráficas que indican el paso de un medio de margen lacustre salino a otros intermedio palustre sujeto a procesos edáficos y por último a un medio palustre o lacustre de agua dulce. Los yacimientos paleontológicos corresponderían a una unidad posterior discordante sobre las anteriores y consisten en nueve rellenos sedimentarios de antiguas cavidades excavadas en las mencionadas unidades litoestratigráficas (resumen en Calvo, *et al.*, 2013) (Figura 3.13).



De forma resumida, las unidades litostratigráficas consisten en las siguientes litologías:

**Unidad I – Facies bentoníticas (5 metros):** Limos arcillosos y lutitas bentoníticas magnésicas verdes con frecuentes slickensides y nódulos de calcita. A techo pasa a lutitas marrón rojizas laminadas.

**Unidad II – Facies sepiolíticas (9 metros):** Lutitas sepiolíticas y ópalos con paleosuelos que indican 3 episodios distintos de sedimentación. La sepiolita es de origen diagenético por cambios hidroquímicos del medio, con reducción de la salinidad.

**Unidad III – Facies detríticas y calcáreas (5 metros):** Carbonatos (Calcita LMC), margas y sedimentos siliciclásticos (filosilicatos). También se encuentran microfósiles indicadores de un medio lacustre de agua dulce (ostrácodos, gasterópodos, carofitas y diatomeas).

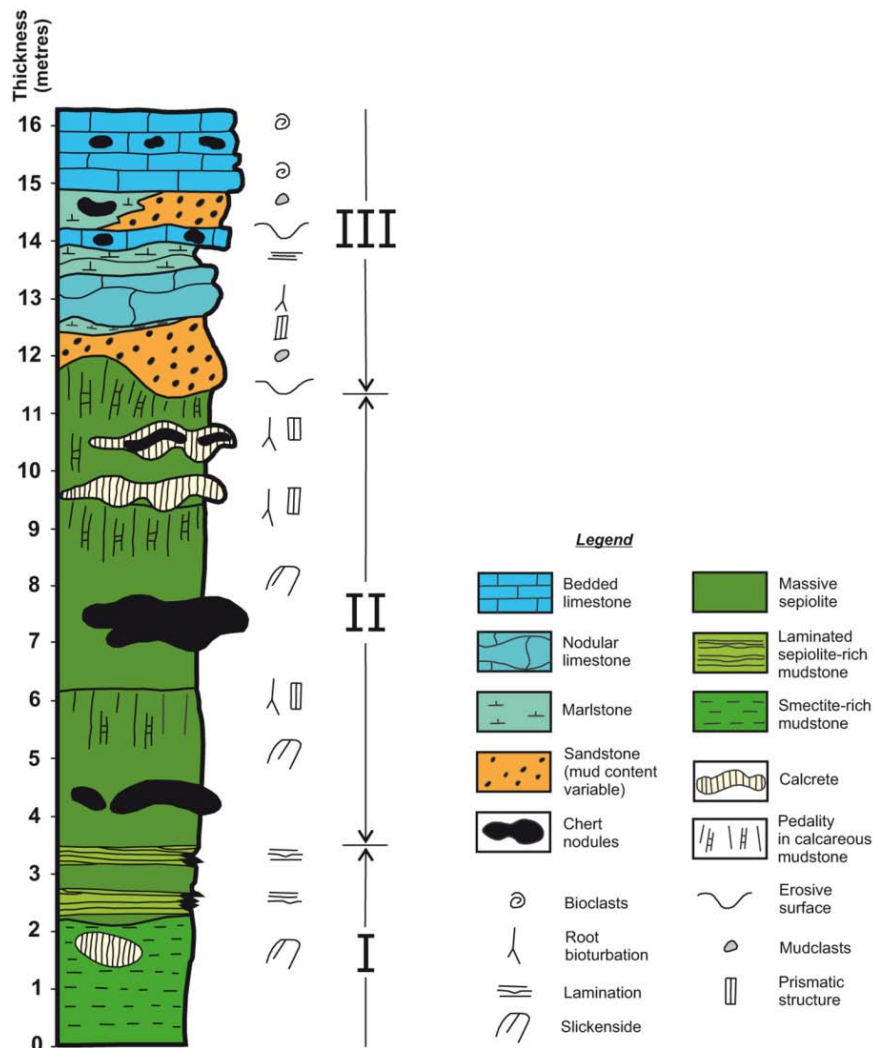


Figura 3.13. Columna litoestratigráfica de los depósitos miocenos de la parte superior del Cerro de los Batallones con indicación de las tres unidades distinguidas. (Calvo *et al.*, 2013).

### 3.3.5. Morfología, estratigrafía y litología de los yacimientos del Cerro de los Batallones

Los nueve yacimientos del Cerro de los Batallones consisten en rellenos sedimentarios que en general presentan una litología muy similar a la Unidad III de facies detríticas y calcáreas, pero que en detalle muestran diferencias entre cada uno de los yacimientos, tanto desde el punto de vista geológico como paleontológico lo que sugiere una historia compleja en la formación de los rellenos (Calvo *et al.*, 2013). Para el estudio de estas cavidades ha sido fundamental el uso de técnicas geofísicas (perfiles de Tomografía Eléctrica de Resistividades 4 (perfiles ERT), que ha permitido predecir la forma y el tamaño de muchos de los rellenos, ya que a menudo las características de relleno y encajante son tan similares que resulta difícil su distinción en el campo, si no es por un contraste claro en la litología y un contacto neto (Morales *et al.*, 2008) (Figura 3.14).

Las cavidades rellenas tienen una forma irregular con menos de 10 m de diámetro y hasta 15 m de profundidad (Morales *et al.*, 2004; Domingo *et al.*, 2011; Calvo *et al.*, 2013). Sin embargo, parecen existir dos o tres tipologías dentro de los rellenos (Morales *et al.* 2004; Pozo *et al.*, 2004):

- 1- Yacimientos profundos con forma de campana (yacimientos BAT-1 y BAT-6).
- 2- Yacimientos superficiales con forma de copa con un relleno de sedimentos de origen palustre o lacustre (yacimientos BAT-3, BAT-5 y BAT-10).
- 3- En otros casos, los yacimientos son irregulares o parecen asociados a grandes grietas verticales (yacimientos BAT-2 y BAT-4).

Desde un punto de vista sedimentológico, se encuentran grandes cambios en las facies internas de los rellenos, como es habitual en cavidades donde los procesos de transporte y deposición son complejos debido a su irregularidad (Calvo *et al.*, 2013). La litología en general consiste en margas clásticas y calcáreas, sin embargo en la vertical parece haber un patrón en la sedimentación que consiste en: primero la deposición de margas clásticas en la base y las chimeneas de las cavidades y, segundo, una deposición carbonatada de origen bioquímico en las dolinas en forma de copa de la parte superior. Los datos isotópicos confirman un origen diferente de los carbonatos en ambas zonas del relleno. Normalmente, las concentraciones de fósiles se encuentran tanto en las cámaras subterráneas inferiores como en las dolinas superiores, pero el tipo de fauna encontrado en cada uno también difiere, siendo más frecuentes los carnívoros en los yacimientos profundos con forma de copa invertida y los herbívoros en los más superficiales y anchos en forma de copa (Figura 3.15).

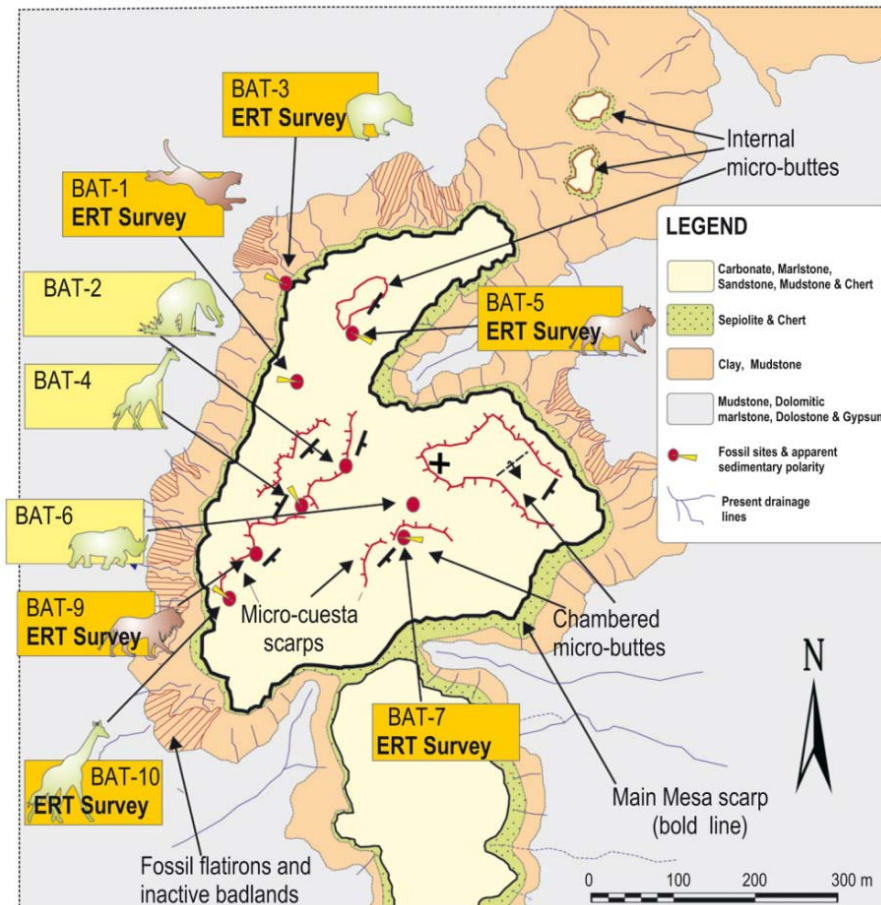


Figura 3.14. Esquema geológico del Cerro de los Batallones mostrando las principales características estructurales y geomorfológicas observadas en el área y la ubicación de los yacimientos de mamíferos fósiles. ERT = Tomografía Eléctrica de Resistividad (Calvo *et al.*, 2013).

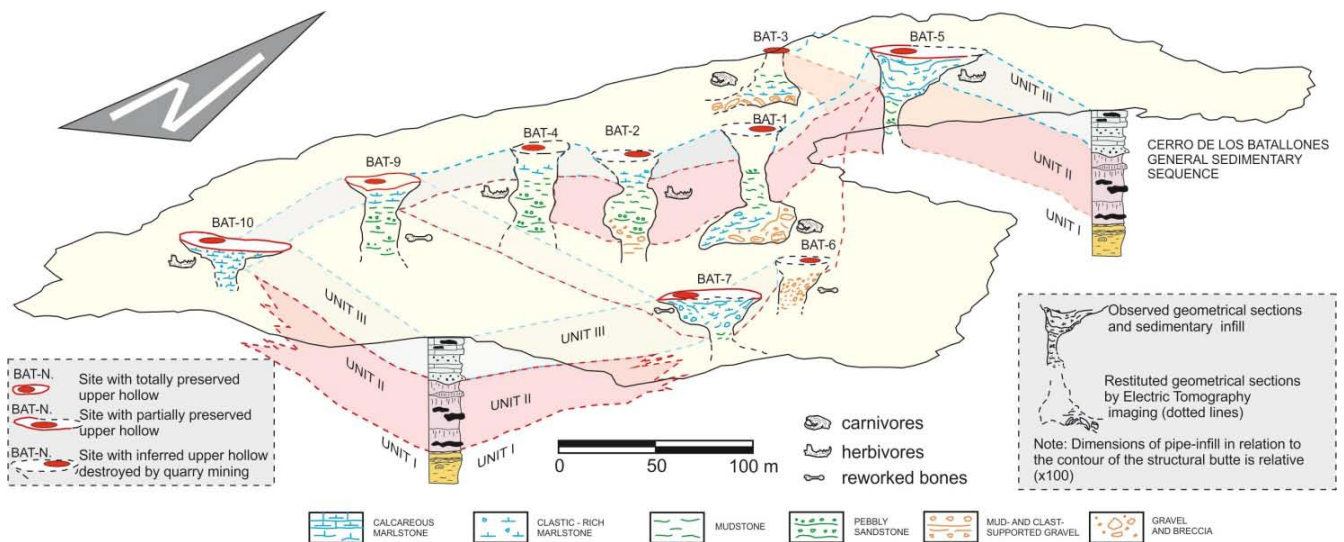


Figura 3.15. Bloque diagrama con la distribución de los yacimientos paleontológicos del Cerro de los Batallones (Calvo *et al.*, 2013).

### 3.3.6. Origen de los yacimientos del Cerro de los Batallones

El origen de los yacimientos está condicionado a las causas que formaron las cavidades y posteriormente su relleno. Como se ha explicado anteriormente, tras la sedimentación de la Unidad Intermedia, los carbonatos a techo de la Unidad se vieron afectados por una intensa carstificación. Sin embargo, los fenómenos repetitivos que dieron lugar a las cavidades en las rocas pocos solubles de las unidades I y II del Cerro (lutitas, principalmente) parece que no pueden ser explicados por un proceso de carstificación normal, basado en la disolución, como los que se observan en otros sectores de la Cuenca. Por ello se han buscado otras alternativas (Pozo *et al.*, 2003a, 2003b) entre las que parece el más plausible el proceso llamado pipping, karst de arcillas, subfusión o erosión en túnel (Pozo *et al.*, 2004). El pipping explica la formación de cavidades pseudocársticas que dan lugar a la formación de túneles, chimeneas y cavidades muy irregulares, que se han producido por un proceso distinto de la disolución, en este caso por el drenaje subterráneo en el interior de rocas detríticas, de forma que las partículas sólidas han sido arrancadas y transportadas en suspensión por un flujo de agua (Parker, 1963; Bryan y Yair, 1982; Bryan y Jones, 1997).

Este proceso está ligado a varios factores básicos (Bryan y Yair, 1982): fuertes contrastes hídricos estacionales, presencia de discontinuidades verticales, suelos o arcillas expansivas, gradiente topográfico suficiente, alternancia de materiales permeables e impermeables y presencia de niveles muy resistentes a la erosión. Las capas que constituyen el Cerro de los Batallones, como hemos visto, cumplen muchos de estos requisitos, como la presencia de suelos y arcillas expansivas, la alternancia de capas permeables e impermeables o la presencia de niveles resistentes. La infiltración del flujo de agua podría verse favorecida tanto por las fisuras y fallas causadas por la disolución de las capas de yeso subyacentes (Rodríguez-Aranda *et al.*, 2002), como por las discontinuidades planares dentro de las lutitas o incluso los shrinkages de suficiente tamaño que podrían alcanzar la superficie del paleorelieve. De hecho, los datos geofísicos demuestran la presencia de fallas subyacentes y estructuras de plegamientos complejos que afectarían a toda la secuencia sedimentaria de la Unidad Intermedia (Morales *et al.*, 2008).

Por debajo, las capas impermeables esmectíticas de la Unidad I actuarían como límite inferior del nivel freático que tendría un gradiente de unos 15 m con respecto a la superficie del paleorelieve, lo que facilitaría la erosión de los sedimentos y el desarrollo del pipping. La posición del cerro en un flanco del sinclinal favorecería también este gradiente topográfico e hidráulico.

Otros dos procesos que favorecerían la formación y la conservación este tipo de cavidades subterráneas serían el cambering, que consiste en el sostenimiento de las cavidades por la presencia de niveles resistentes que evitan o retrasan el colapso de las



mismas, y la presencia de paleosurgencias (Morales *et al.*, 2008) que, durante su formación, deforman los materiales suprayacentes favoreciendo la fracturación y la consiguiente penetración del agua. De hecho, las cavidades de tipo pipping son escasas en el registro geológico porque son poco duraderas, ya que se producen colapsos de los techos y paredes de los conductos debido a lo poco cohesivo de los materiales (Bryan y Jones, 1997; Zhu *et al.*, 2002). El cambering debido a la presencia de horizontes silicificados, que se formaron por diagénesis temprana de calizas y margas durante la etapa posterior al depósito de la Unidad Intermedia (Bustillo y Bustillo, 2000; Bustillo y Alonso-Zarza, 2007), tendría por lo tanto un papel relevante en la conservación de los yacimientos del Cerro de los Batallones.

Tras la formación de las cavidades, la erosión de paredes y techos daría lugar a deposición de los sedimentos detríticos que, junto con la deposición de margas calcáreas en áreas encharcadas y los procesos de gravedad (colapsos y caídas), las rellenarían paulatinamente junto con los restos óseos de la fauna del Cerro de los Batallones. Estos depósitos, claramente discordantes con la roca encajante, no se distribuyen de forma regular, sino que muestran una mayor pendiente cerca de las paredes de las cavidades (hasta 35°) y pequeños plegamientos y buzamientos debidos, seguramente, a la compactación diferencial de los sedimentos y pequeñas subsidencias. El interior de los depósitos dista de ser homogéneo y muestra una notable diversidad de litofacies. La distribución de las litofacies en el interior está controlada por el tamaño de la cavidad, las irregularidades de los túneles y la proximidad a las paredes. Calvo *et al.*, (2013) (Figura 3.16) distinguen seis de estas litofacies y los procesos que las forman dentro de los yacimientos:

- 1- Gravas y brechas: es un depósito pobremente estratificado, con fuerte pendiente y de grano grueso. Las litologías son clastos de carbonato, chert, cantos de lutitas y arcilla detrítica. Se depositan cerca de las paredes o bajo chimeneas verticales por la entrada de agua episódica en periodos de lluvia. Se produce la entrada también de cantos de carbonato y lutita provenientes de la parte superior.
- 2- Cantos y gravas con matriz arcillosa: depósitos estratificados granodecrecientes de gravas, cantos y bloques clastosoportados, intercalando lutitas. Litología de carbonatos y lutitas con algo de sílex. Depositado en zonas de flujo de agua que van a dar a una zona encharcada en el fondo de las cavidades.
- 3- Arenisca con cantos: rellenos de canal de pequeña escala que se hacen más pequeños y lutíticos a techo. Cantos y granos subredondeados y moderadamente seleccionados. Litología de los cantos carbonatos y lutitas y de las arcillas esmectita, illita y caolinita. Originados en flujos episódicos unidireccionales de agua a través de las chimeneas, con bajas pendientes.

- 4- Lutitas: Lutitas masivas o ligeramente laminadas verdosas a grisáceas en capas de hasta 50 cm u otras más finas asociadas a gravas y arenas. Principalmente arcillas detríticas con esmectita, illita y caolinita y ocasionalmente sepiolita detrítica y paligorskita. Flujos de barro episódicos que entran en las cavidades por descargas de arroyadas.
- 5- Margas: masivas o pobremente estratificadas. Amarillas verdosas a grises rosáceas. Abundantes superficies de slickenside. Se dividen en tres subfacies: margas ricas en clastos (habituales en la parte inferior de las cavidades), marga calcárea masiva y marga calcárea finamente laminada (frecuente en las dolinas de la parte alta de las cavidades). Presentan frecuentes cambios laterales entre facies. Abundante carbonato y arcillas detríticas. Deposición por flujos de barro episódicos en aguas someras al fondo de las cavidades. Frecuente retrabajamiento de la roca madre. Aporte de agua por manantiales. Se forman en pequeños lagos someros en las formas de dolina que muestran oscilaciones del nivel del agua.
- 6- Calizas nodulares irregulares: conjuntos de caliza masiva y endurecida de tamaño decimétrico con estructura blocky o bandeada. Micrita compuesta por calcita LMC (>90%) y granos de arena. Corresponde a acumulaciones de carbonato debido a aportes de manantiales en las cavidades subterráneas.

Las mayores concentraciones de restos de carnívoros se encuentran en los depósitos de margas acumulados en el fondo de las cámaras subterráneas, donde se mezclan con bloques caídos de sílex. Los herbívoros se encuentran, sin embargo, en los depósitos de margas calcáreas, que se acumulan en la superficie de las depresiones en forma de dolina de la parte superior de las cavidades. Generalmente, los sedimentos acumulados en las chimeneas no contienen fósiles o éstos son muy escasos.

Una vez explicado el origen de las cavidades, parece lógico pensar que éstas actuaron como trampas para la fauna que acudiría a ellas en busca de agua, alimento o refugio y quedaría allí atrapada. Llama la atención la enorme proporción de carnívoros que se encuentra en el yacimiento de batallones 1 (98%), lo que sugiere el reclamo de carroña o posibles presas en su interior (Figura 3.17). Pero al contrario de lo que cabría esperar, los datos tafonómicos indican que las marcas de dientes son muy escasas, lo que contradice esta hipótesis y podría favorecer la de la presencia de agua en el fondo de las cavidades que atraerían a la fauna en época de sequía (Domingo *et al.*, 2011; Calvo *et al.*, 2013). Una vez dentro, aunque la profundidad de agua deducida para estos depósitos difícilmente produciría su ahogamiento, las paredes resbaladizas podrían causar que los animales no pudieran salir y acabarían por morir de inanición.

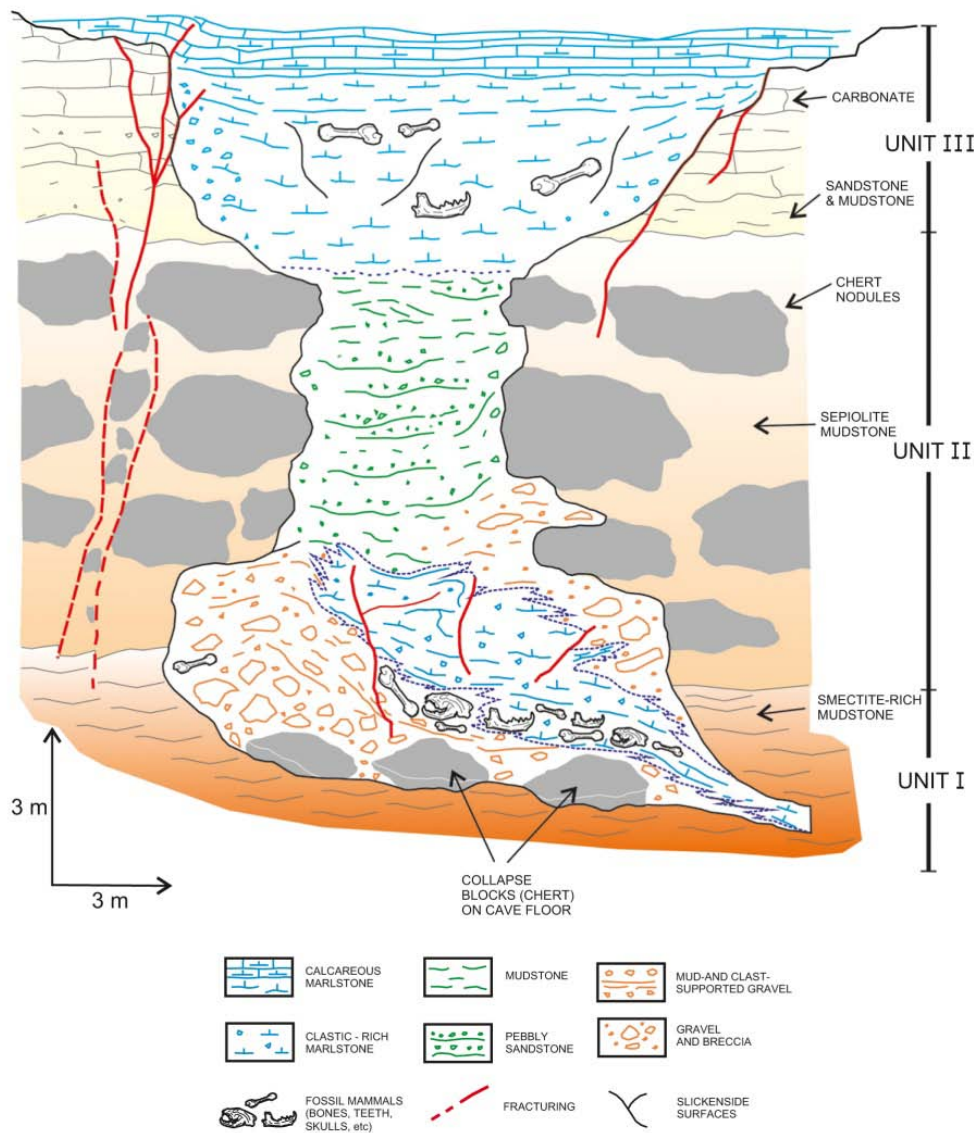


Figura 3.16. Modelo general de relleno sedimentario de las cavidades que contienen los mamíferos fósiles en el Cerro de los Batallones. Las principales concentraciones de huesos de mamíferos (localmente formando una brecha ósea) se producen en las partes basales de las cavidades subterráneas (Calvo *et al.*, 2013).

Por lo tanto, los pasos que llevarían al desarrollo del pipping y la formación de los yacimientos en el Cerro de los Batallones serían los siguientes (Calvo *et al.*, 2013):

- 1) Formación de fisuras y fracturas en la roca encajante.
- 2) Percolación de agua a través de las fisuras verticales.
- 3) Removilización de partículas del sedimento insoluble.
- 4) Formación de cavidades.

5) Acumulación de sedimentos en el interior debido a corrientes de agua, caídas gravitacionales y sedimentación química en zonas encharcadas y enterramiento de restos de animales atrapados en las cavidades.

6) Colmatación de las cámaras inferiores y chimeneas y sedimentación en charcas en las cavidades más altas en forma de dolina.

7) Deformación sindeposicional de los sedimentos y fósiles.



Figura 3.17. Reconstrucción del yacimiento de Batallones 1, mostrando una de las posibles entradas a la cavidad. (Ilustración de Mauricio Antón).

### 3.3.7. Edad de los yacimientos del Cerro de los Batallones

Todos los yacimientos del Cerro de los Batallones se formaron tras la deposición de la Unidad Intermedia miocena y durante un periodo de tiempo en que la sedimentación general de la cuenca estaba detenida (Morales *et al.*, 2008; Alonso-Zarza y Calvo, 2002). Por lo tanto, por correlación geológica permite determinar que los yacimientos son de edad Vallesiense superior. Por otra parte, aunque ninguno de los fósiles de los yacimientos aporta una edad biocronológica muy precisa, la fauna de macro y microvertebrados es coherente con esta misma datación (ca 9 ma, base del Mioceno superior) perteneciendo a la Biozona J (Morales *et al.*, 2008) (Figura 3.18).

Sin embargo, como hemos puesto de relieve, los yacimientos paleontológicos son debidos a procesos locales que no se debieron producir exactamente en el mismo momento, sino que probablemente se trate de rellenos polifásicos. En este caso, la microfauna ha aportado datos muy valiosos que indican ligeras diferencias de edad entre los nueve yacimientos de vertebrados. López Antoñanzas *et al.* (2010), mediante un estudio detallado de la dentición de *Hispanomys moralesi*, determinaron la sucesión estratigráfica de la fauna de los yacimientos fósiles del Cerro de los Batallones. Este taxón se caracteriza por una rápida evolución durante el Vallesiense superior, motivo por el cual es de gran utilidad en la bioestratigrafía. Los resultados obtenidos en este trabajo indicaron que los niveles superiores de Batallones 10 fueron depositados antes de que Batallones 1 empezara a rellenarse y el último yacimiento en formarse fue Batallones 3.

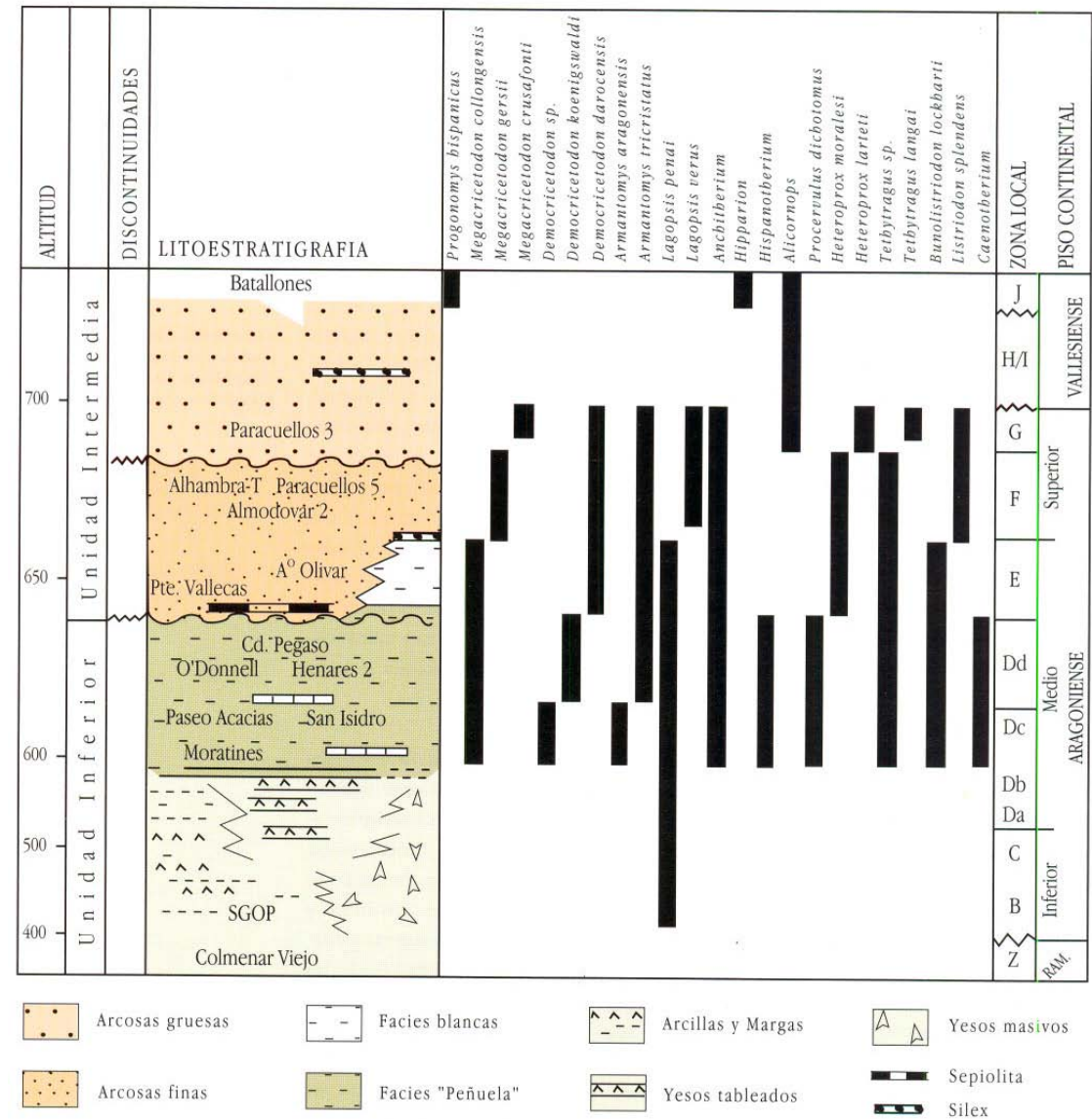


Figura 3.18. Bioestratigrafía de los yacimientos del Mioceno medio y superior de Madrid. Esquema litoestratigráfico de las Unidades Inferior e Intermedia. Distribución temporal de las especies más representativas litoestratigráficamente. Zonas locales según Daams., *et al.* (1999) (Morales *et al.*, 2000).

### 3.4. ASOCIACIÓN FAUNÍSTICA

La asociación faunística del sistema de yacimientos del Cerro de los Batallones es muy diversa. A continuación se detalla los distintos restos fósiles hallados en estos yacimientos y descritos en los trabajos de Morales *et al.* (2008), Peigné *et al.* (2008), López Antoñanzas (2010 y 2014), Sánchez *et al.* (2009 y 2011), Salesa *et al.* (2012) y Valenciano *et al.* (2012) (Figura 3.19).

La mayoría de estos fósiles son vertebrados, pero también se han hallado algunos invertebrados, en particular moluscos de agua dulce, crustáceos (cangrejos de río) y ostrácodos, además de diatomeas y restos de plantas (los análisis palinológicos efectuados han dado resultados negativos).

En cuanto a los vertebrados se han encontrado peces pertenecientes a formas de talla relativamente pequeña, anfibios (al menos de una especie cercana a la rana verde común de Europa), quelonios representados por caparzones completos y algunas placas aisladas, restos de lagartos (Scincomorpha), serpientes (Ophidia), varios fósiles de aves pertenecientes a rapaces diurnas (Accipitriformes) y a un córvido (*Passeriformes*) y, por último, restos de micro y macromamíferos.

Respecto a la representación de los mamíferos a continuación se enumeran los diferentes taxa:

#### - Micromamíferos

Orden Lagomorpha Brandt, 1855

*Prolagus crusafonti* López Martínez, 1975

Orden Rodentia Bowdich, 1821

Familia Sciuridae Carus, 1868

Xerini indet.

*Atlantoxerus* sp.

*Spermophilinus* sp.

Familia Cricetidae Rochebrune, 1883

*Hispanomys moralesi* López-Antoñanzas, R., Peláez-Campomanes, P., Álvarez-Sierra, M.Á. y García-Paredes, I., 2010

*Rotundomys intimus* López-Antoñanzas, R., Peláez-Campomanes, P. y Álvarez-Sierra, M.Á., 2014

Familia Muridae Gray, 1821

*Progonomys hispanicus* Michaux, 1971

cf. *Huerzelerimys* sp.

Familia Gliridae Thomas, 1897

*Eliomys* sp.

Familia Castoridae Hemprich, 1820

*Chalicomys* sp.

Orden Insectivora Bowdich, 1821

Erinaceomorpha

*Parasorex ibericus* Mein y Martín Suárez, 1993

*Postpalerinaceus vireti* Crusafont y Villalta, 1947

Soricidomorpha

cf. *Miosorex* sp.

Familia Zapodidae Coues, 1875

Zapodidae indet.

#### - **Macromamíferos**

Orden Proboscidea Illiger, 1811

*Tetralophodon longirostris* Kaup, 1835

Orden Carnivora Bowdich, 1821

Familia Felidae Fischer, 1817

*Machairodus aphanistus* (Kaup, 1832) Kaup, 1833 *Promegantereon ogygia* (Kaup, 1833) Pilgrim, 1913, *Styriofelis vallesiensis* Salesa, M.J., Antón, M., Morales, J. y Peigné, S., 2012, *Pristifelis attica* Wagner, 1857

Familia Hyaenidae Gray, 1821

*Protictitherium crassum* Filhol, 1883

Familia Amphicyonidae Haeckel, 1866

*Magericyon anceps* Peigné, S., Salesa M.J., Antón M. y Morales J., 2008; *Thaumastocyon* sp.

Familia Ursidae Fischer, 1817

*Indarctos arctoides* Deperet, 1895

Familia Ailuridae Gray, 1843

*Simocyon batalleri* Viret, 1929

Familia Mustelidae Fischer, 1817

*Eomellivora piveteaui* Ozansoy, 1965; *Martes* sp. *Sabadellictis* sp. *Proputorius* sp. Mustelidae indet.



Orden Perissodactyla Owen, 1848

Familia Equidae Gray, 1821

*Hipparion* sp.

Familia Rhinocerotidae Gray, 1821

*Aceratherium incisivum* Kaup, 1832

Orden Artiodactyla Owen, 1848

Familia Bovidae Gray, 1821

*Austroportax* sp.

Bovidae indet.

Familia Cervidae Gray, 1821

Cervidae indet.

Familia Suidae Gray, 1821

*Microstonyx* sp

Familia Moschidae Gray, 1821

*Micromeryx* Lartet 1851

*Hispanomeryx* Morales, Moyà-Solà y Soria, 1981

Familia Giraffidae Gray, 1821

Girafidae indet.



Figura 3.19. Reconstrucción del Sistema de yacimiento del Cerro de los Batallones. Ilustración de Mauricio Antón.



### 3.5. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alberdi, M.T., Hoyos, M., Junco, F., López, N., Morales, J., Sesé, C. y Soria, D. 1983.** Bioestratigraphie et évolution sédimentaire du Néogène continental de l'aire de Madrid. Interim- Coll R.C.M.N.S. *Mediterranean Neogene Continental Paleoenvironments and Paleoclimatic evolution*, Montpellier, 1983: 15-18.
- Alberdi, M.T., Hoyos M., Mazo, A.V., Morales, J., Sesé, C. y Soria, D. 1985.** Bioestratigrafía, Paleoecología y Biogeografía del Terciario de la provincia de Madrid. En: Alberdi MT, ed. *Geología y Paleontología del Terciario continental de la provincia de Madrid*. Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC. 99-105.
- Alonso-Zarza, A.M. y Calvo, J.P. 2002.** Tajo basin. En: Gibbons, W. y Moreno, T. Eds. *The Geology of Spain*, The Geological Society, London. 315–320.
- Alonso-Zarza, A.M., Calvo, J.P., Silva, P.G. y Torres, T. 2004.** La Cuenca del Tajo. En: Ed. J.A. Vera, ed. *Geología de España*: Sociedad Geológica de España-Instituto Geológico y Minero de España, Madrid. 556–561.
- Antunes, M. T., Calvo, J.P., Hoyos, M., Morales, J., Ordoñez, S., Pais, J. y Sesé, C. 1987.** Ensayo de correlación Entre el Neógeno de las áreas de Madrid y Lisboa (Cuencas Alta y Baja del Río Tajo). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 73: 85-102.
- Bellanca, A., Calvo, J.P., Censi, P., Neri, R. y Pozo, M. 1992.** Recognition of lake-level changes in Miocene lacustrine units, Madrid Basin, Spain. Evidence from facies analysis, isotope geochemistry and clay mineralogy. *Sedimentary Geology*, 76: 135-153.
- Bryan, R.B. y Jones, A.A. 1997.** The significance of soil piping processes: inventory and prospect. *Geomorphology*, 20: 209–218.
- Bryan, R.B. y Yair, A. (Eds). 1982.** *Badly Geomorphology and Pipping*. Geobooks, Norwich, 408 pp.
- Bustillo, M.A. y Alonso-Zarza, A.M. 2007.** Overlapping of pedogenesis and meteoric diagenesis in distal alluvial and shallow lacustrine deposits in the Madrid Miocene Basin, Spain. *Sedimentary Geology*, 198: 255-271.
- Bustillo, M.A. y Bustillo, M. 2000.** Miocene silcretes in argillaceous playa deposits, Madrid Basin, Spain: petrological and geochemical features. *Sedimentology*, 47: 1023-1037.
- Calvo, J. P. 2000.** Geología. En: Morales, J. Nieto, M., Amezuza, L., Fraile, S., Gómez, E., Herráez, E., Peláez-Campomanes, P., Salesa, M.J, Sánchez, I.M. y Soria, D. *Patrimonio paleontológico de la Comunidad de Madrid*. Serie Arqueología, Paleontología, Etnografía, Monográfico, 6. Comunidad de Madrid. 95-101.

- Calvo, J.P. 2004.** Rasgos comunes de las cuencas cenozoicas. En: Vera J. A., ed. *Geología de España*, Sociedad Geológica de España - Instituto Geológico y Minero de España, Madrid. 584-586.
- Calvo, J.P., Alonso, A.M. y García del Cura, M.A. 1986.** Depositional sedimentary controls on sepiolite occurrence in Paracuellos de Jarama, Madrid Basin. *Geogaceta*, 1: 25-28.
- Calvo, J.P., Pozo, M. y Servant-Vildary, S. 1988.** Lacustrine diatomite deposits in the Madrid Basin (CentralSpain). *Geogaceta*, 4: 14-17.
- Calvo, J.P., Alonso-Zarza, A.M. y García del Cura, M.A. 1989.** Different models of marginal lacustrine sedimentation as a response to depositional regimes and source rocks in the Madrid Basin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 70: 199-214.
- Calvo, J.P., Ordóñez, S., García del Cura, M. A., Hoyos, M. Alonso Zarza, M., Sanz, E. y Rodríguez Aranda, J. P. 1989.** Sedimentología de los complejos lacustres miocenos de la Cuenca de Madrid. *Acta Geológica Hispánica*, 24, 3-4: 281-298.
- Calvo, J.P., Daams, R., Morales, J., López-Martínez, N., Agustí, J., Anadón, P., Armenteros, I., Cabrera, L., Civis, J., Corrochano, A., Díaz-Molina, M., Elizaga, E., Hoyos, M., Martín-Suárez, E., Martínez, J., Moissenet, E., Muñoz, A., Pérez-García, P., Pérez-González, A., Portero, J.M., Robles, F., Santisteban, C., Torres, T., Van der Meulen, A.J., Vera, J.A. y Mein, P. 1993.** Up-to-date Spanish continental Neogene synthesis and paleoclimatic interpretation. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 6, 3-4: 29-40.
- Calvo, J.P., Jones, B.F., Bustillo, M., Fort, R., Alonso-Zarza, A.M. y Kendall, C. 1995.** Sedimentology and geochemistry of carbonates from lacustrine sequences in the Madrid Basin, central Spain). *Chemical Geology*, 123: 173-191.
- Calvo, J.P., Pozo, M., Silva, P.G. y Morales, J. 2013.** Pattern of sedimentary infilling of fossil mammal traps formed in pseudokarst at Cerro de los Batallones, Madrid Basin, central Spain. *Sedimentology*, 60: 1681-1708.
- Cañaveras, J.C., Calvo, J.P., Hoyos, M. y Ordóñez, S. 1996.** Paleomorphologic features of an intra-Vallesian paleokarst, Tertiary Madrid Basin. Significance of paleokarstic surfaces in continental basin analysis. En: Friend, P.F. y Dabrio, C.J., eds. *Tertiary Iberian Basins*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 278-284.
- Daams, R., Van der Meulen, A. J., Álvarez Sierra, M. A., Peláez Campomanes, P. y Krijnsman, W. 1999.** Aragonian stratigraphy reconsidered, and a re-evaluation of the middle Miocene mammal biochronology in Europe. *Earth and Planetary Science Letters*, 165: 287-294.
- De Vicente, G., González Casado, J.M., Muñoz Martín, A., Giner, J.L. y Rodríguez Pascua, M.A. 1996.** Structure and Tertiary evolution of the Madrid Basin. En:

- Friend, P. y Dabrio, C. Eds. *Tertiary basins of Spain*. Cambridge University Press. 255-259.
- De Vicente, G., Cloething, S., Van Wees, J.D. y Cunha, P.P. 2011.** Tectonic classification of Cenozoic Iberian forely basins. *Tectonophysics*, 502: 38-61.
- Domingo, M.S., Domingo, L., Sánchez, I.R., Alberdi, M.T., Azanza, B. y Morales, J. 2011.** New insights on the taphonomy of the exceptional mammalian fossil sites of Cerro de los Batallones (Late Miocene, Spain) based on rare earth element geochemistry. *Palaaios*, 26: 55-65.
- Domingo, M.S., Alberdi, M.T., Azanza, B., Silva, P.G. y Morales, J. 2013.** Origin of an Assemblage Massively Dominated by Carnivorans from the Miocene of Spain. *PLoS ONE* 8(5): e63046.
- Galán, E. y Pozo, M. 2011.** Palygorskite and sepiolite deposits in continental environments. Description, genetic patterns and sedimentary settings. In: Galán E. y Singer A. Eds.: *Developments in Palygorskite-Sepiolite Research*. A New Outlook on these Nanomaterials. *Dev. Clay Sciences*, 3: 125-173.
- García del Cura, M.A. y López Aguayo, F. 1979.** Estudio petrológico de la "Unidad Salina" de la Cuenca del Tajo. *Estudios geológicos*, 35, 1-2: 325-339.
- IGME, 1989.** Mapa geológico Nacional a escala 1:50.000. Hoja 559, Madrid.
- Junco, F. y Calvo, J.P. 1983.** Cuenca de Madrid. En: *Geología de España*. Libro Jubilar J. M. Ríos, Instituto Geológico y Minero de España, Madrid. Tomo II. 534-542.
- Leguey, S., Pozo, M. y Medina, J.A. 1985.** Polygenesis of sepiolite and palygorskite in a fluvial-lacustrine environment in the Neogene Basin of Madrid. *Mineralogica et Petrographica Acta*, 29 A: 287-301.
- López-Antoñanzas, R., Peláez-Campomanes, P., Alvarez-Sierra, M.A. y García-Paredes, I. 2010.** New species of Hispanomys (Rodentia, Cricetodontinae) from the Upper Miocene of Batallones (Madrid, Spain). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 160: 725–747.
- López-Antoñanzas, R., Peláez-Campomanes, P. y Álvarez-Sierra, M.Á. 2014.** New Species of *Rotundomys* (Cricetinae) from the Late Miocene of Spain and Its Bearing on the Phylogeny of *Cricetulodon* and *Rotundomys*. *PLoS ONE* 9(11): e112704.
- Martín Escorza, C. 1983.** Neotectónica de la Cuenca de Madrid. En: *Geología de España*. Libro Jubilar J. M. Ríos, Instituto Geológico y Minero de España, Madrid. Tomo II. 543-553.
- Morales, J., Nieto, M., Amezuza, L., Fraile, S., Gómez, E., Herráez, E., Peláez-Campomanes, P., Salesa, M.J., Sánchez, I.M. y Soria, D. (Eds) 2000.** Patrimonio Paleontológico de la Comunidad de Madrid, Monografía 6. Arqueología, Paleontología y Etnografía, Consejería de Cultura, Comunidad de Madrid, 371 pp.

- Morales, J., Alcalá, L., Álvarez-Sierra, M.A., Antón, M., Azanza, B., Calvo, J.P., Carrasco, P., Fraile, S., García-Paredes, I., Gómez, E., Hernández-Fernández, M., Merino, L., van der Meulen, J.A., Martín-Escorza, C., Montoya, P., Nieto, M., Peigné, S., Pérez, B., Peláez-Campomanes, P., Pozo, M., Quiralte, V., Salesa, M.J., Sánchez, I.M., Sánchez-Marco, A., Silva, P.G., Soria, D. y Turner, A. 2004. Paleontología del sistema de yacimientos de mamíferos miocenos del Cerro de los Batallones, Cuenca de Madrid. *Geogaceta*, 35: 139-142.
- Morales, J., Pozo, M., Silva, P.G., Domingo, M.S., López-Antoñanzas, R., Álvarez-Sierra, M.A., Antón, M., Martín-Escorza, C., Quiralte, V., Salesa, M.J., Sánchez, I.M., Azanza, B., Calvo, J.P., Carrasco, P., García-Paredes, I., Knoll, F., Hernández-Fernández, M., van der Hoek Ostende, L., Merino, L., van der Meulen, J.A., Montoya, P., Peigné, S., Peláez-Campomanes, P., Sánchez-Marco, A., Turner, A., Abella, J., Alcalde, G.M., Andrés, M., De Miguel, D., Cantalapiedra, J.L., Fraile, S., García Yelo, B.A., Gómez Cano, A.R., López Guerrero, P., Oliver Pérez, A. y Siliceo, G. 2008. El sistema de yacimientos de mamíferos miocenos del Cerro de los Batallones, Cuenca de Madrid: Estado actual y perspectivas. *Paleontologica Nova*, SEPAZ, 8: 41-117.
- Ordóñez, S., Hoyos, M., García del Cura, M. A. y Calvo, J. P. 1985. Middle Miocene paleokarst in the Madrid Basin (Spain). A complex karstic system. *6th European Reg. Meeting*. I. A. S., Lleida. 624-627.
- Ordóñez, S. y García del Cura, M.A. 1994. Deposition and diagenesis of sodium-calcium sulphate salts in the Tertiary saline lakes of the Madrid Basin, Spain. En: R.W. Renaut y W.M. Last Eds. *Sedimentology and Geochemistry of Modern and Ancient Saline Lakes*, SEPM Special Publications, 50: 229–238.
- Parker, G.G. 1963. Piping, a geomorphic agent in landform development of the drylands. *International Association of Hydrological Sciences Publ.*, 65: 103–113.
- Peigné, S., Salesa M.J., Antón M. y Morales, J. 2008. A new amphicyonine (Carnivora: Amphicyonidae) from the upper Miocene of Batallones-1, Madrid, Spain. *Palaeontology* 51: 943–965
- Portero, J.M. y Olivé, A. 1983. El Terciario del borde meridional del Guadarrama y Somosierra. En: *Geología de España*. Libro Jubilar J. M. Ríos, Instituto Geológico y Minero de España, Madrid. Tomo II. 527-534.
- Pozo, M. y Calvo, J.P. 2004. Mineralogía y geoquímica isotópica de facies carbonáticas del cerro de los Batallones (Cuenca de Madrid). Implicaciones paleoambientales. *MACLA*, 2: 31-32.
- Pozo, M. y Casas, J. 1999. Origin of kerolite and associated magnesium clays in palustrine-lacustrine environments. The Esquivias Deposit (Neogene Madrid Basin, Spain). *Clay Minerals*, 34: 395-418.

- Pozo, M. y López, M.J. 2004.** Facies biosilíceas en el Neógeno de la Cuenca de Madrid. Origen e implicaciones sedimentológicas. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 17: 229-248.
- Pozo, M., Calvo, J.P., Casas, J. y Medina, J.A. 2003.** Sepiolite paleosoils, paleovertisols and lacustrine deposits- an integrated approach to the formation of mammal traps, Cerro de Batallones, Madrid Basin, Spain. *22nd IAS Meeting of Sedimentology-Opatija*, Abstracts. 162 pp.
- Pozo, M., Calvo, J.P., Silva, P.G., Morales, J. y Peláez-Campomanes, P. 2004.** Geología del sistema de yacimientos de mamíferos miocenos del Cerro de los Batallones, Cuenca de Madrid. *Geogaceta*, 35: 143-146.
- Pozo, M., Carretero, M.I. y Galán, E. 2005b.** Variabilidad geoquímica en las facies sepiolíticas de la Cuenca de Madrid. *MACLA*, 3: 161-163.
- Pozo, M., Casas, J., Medina, J. A. y Calvo, J.P. 2007a.** Origin of mineralogical assemblages and textures in the Batallones butte sepiolite deposit (Neogene Madrid Basin, Spain). *Euroclay 2007*. Abstract Book. Aveiro, Portugal. 143.
- Pozo, M., Casas, J., Medina, J. A. y Calvo, J.P. 2007b.** Estudio mineralógico del tránsito de facies sepiolíticas a carbonáticas en el Cerro de los Batallones (Cuenca de Madrid). *MACLA*, 7. 97
- Pozo, M., Casas, J., Calvo, J.P., Medina, J.A. y Martín Rubí, J.A. 2003c.** Caracterización y origen de paleosuelos sepiolíticos condensados (Cerro de los Batallones. Mioceno, Cuenca de Madrid). *Boletín de la Sociedad Española de Mineralogía*, 26-A: 47-48.
- Pozo, M., Casas, J., Medina, J.A., Calvo, J.P. y Silva, P.G. 2006.** Caracterización de depósitos carbonáticos ligados a paleosurgencias en el sector de Batallones - Malcovadeso (Neógeno de la cuenca de Madrid). *Estudios Geológicos*, 62: 73-88.
- Pozo, M., Calvo, J.P., Casas, J., Medina, J.A., Silva, P.G., y Morales, J. 2005a.** Caracterización de formaciones carbonáticas travertínicas asociadas a facies detríticas del sector de Batallones-Malcovadeso (Cuenca de Madrid). *MACLA*, 3: 165-166.
- Pozo, M., Calvo, J.P., Morales, J., Silva, P., Peláez-Campomanes, P. y Nieto, M. 2003b.** The Cerro de Batallones site: a case study for mammals trap lakes. *III Limnogeological International Congress*, Abstract Volume, Tucson, Arizona. 220-221.
- Pozo, M., Calvo, J.P., Silva, P.G., Morales, J., Peláez-Campomanes, P. y Nieto, M. 2004.** Geología del sistema de yacimientos de mamíferos miocenos del Cerro de los Batallones, Cuenca de Madrid. *Geogaceta*, 35: 143-146.
- Pozo, M., Medina, J.A y Leguey, S. 1985.** Mineralogénesis de palygorskita en la zona central de la Cuenca de Madrid. *Boletín de la Sociedad Española de Mineralogía*, 8: 271-283.

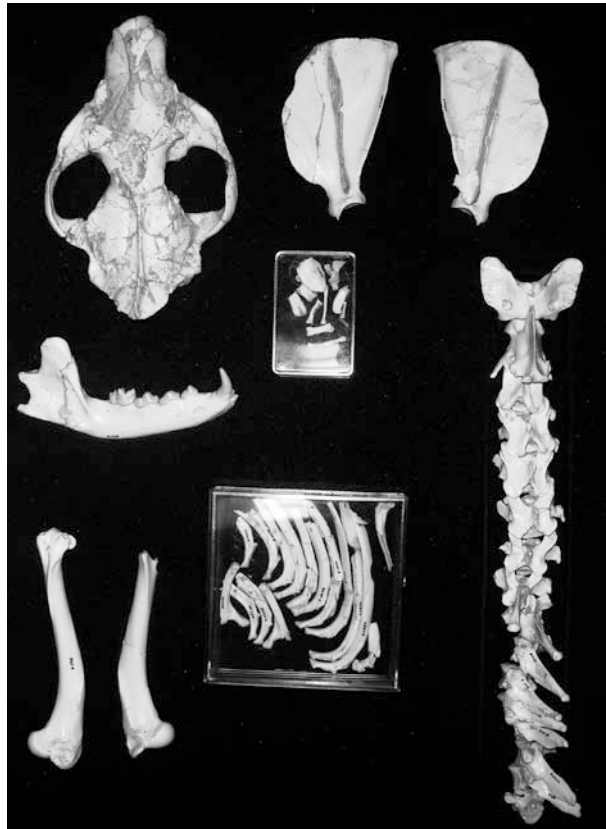
- Querol, R. 1989.** *Geología del subsuelo de la Cuenca del Tajo*. ITGE-ETSI de Minas de Madrid. 48 pp.
- Racero, A. 1988.** Consideraciones acerca de la evolución geológica del margen NW de la Cuenca del Tajo durante el Terciario a partir de los datos del subsuelo. // *Congreso Geológico de España*, Simposios. 213-222.
- Rodríguez-Aranda, J.P., Calvo, J.P. y Ordóñez, S. 1991.** Transición de abanicos aluviales a evaporitas en el Mioceno del borde oriental de la Cuenca de Madrid (Sector de Barajas de Melo-Illana). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 4: 33-50.
- Rodríguez-Aranda, J.P. y Calvo, J.P. 1997.** Desarrollo de paleokarstificación en facies yesíferas del Mioceno de la Cuenca de Madrid. Implicaciones en el análisis evolutivo de sucesiones lacustres evaporíticas. *Boletín Geológico y Minero*, 108-4 y 5: 377-392.
- Rodríguez-Aranda, J.P., Calvo, J.P. y Sanz-Montero, M.E. 2002.** Lower Miocene gypsum palaeokarst in the Madrid Basin (central Spain): dissolution diagenesis, morphological relics and karst end-products. *Sedimentology*, 49: 1385–1400.
- Salesa, M.J., Antón, M., Morales, J. y Peigné, S. 2012.** Systematics and phylogeny of the small felines (Carnivora, Felidae) from the late Miocene of Europe: a new species of Felinae from the Vallesian of Batallones (MN 10, Madrid, Spain). *Journal of Systematic Palaeontology* 10: 87-102.
- Sánchez, I.M., Domingo, M.S. y Morales, J. 2009.** New data on the Moschidae (Mammalia, Ruminantia) from the upper Miocene of Spain (Mn 10–Mn 11) New data on the Moschidae (Mammalia, Ruminantia) from the upper Miocene of Spain (Mn 10–Mn 11). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29(9): 567-575.
- Sánchez, I.M., Quirarte, V. y Morales, J. 2011.** Presence of the bovid *Austroportax* in the upper Miocene fossil site of Batallones-1 (MN 10, Madrid Basin, Spain) *Estudios Geológicos*, 67(2).
- Silva, P.G., Goy, J.L. y Zazo, C. 1988.** Neotectónica del sector centro-meridional de la Cuenca de Madrid. *Estudios Geológicos*, 44: 415-427.
- Silva, P.G., Morales, J., Pozo, M., Calvo, J.P. y Peláez-Campomanes, P. 2004.** Itinerarios geomorfológicos por Castilla – La Mancha. En: Benito, G. y Díez Herrero, A. Eds. *VIII Reunión Nacional de Geomorfología*, SEG-CSIC, Toledo. 13-48.
- Silva, P.G., López Recio, M., Cuartero, F., Baena, J., Tapias, F., Manzano, I., Martín, D., Morín, J. y Roquero, E. 2012.** Geomorphological setting and main technological features of new Middle and Upper Pleistocene sites in the Lower Manzanares River Valley (Madrid, Spain). *Estudios Geológicos*, 68: 57-89.
- Valenciano, A., Abella, J., Sanisidro, O., Álvarez Sierra, M. A., Morales, J. 2012.** A complete skull and mandible of *Eomellivora piveteaui* Ozansoy, 1965 (Carnivora, Mammalia) from Batallones-3 (MN10), Upper Miocene (Madrid,

Spain). En: Royo-Torres, R., Gascó, F. and Alcalá, L., coord. *10th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists*: 267-270.

**Vegas, R., Pérez-González, A. y Míguez, F. 1975.** Cartografía y memoria geológica de la Hoja de Getafe (582). Mapa Geológico de España a escala 1:50.000, IGME.

**Wagner, A. 1857.** Neue Beitrage zur Kenntniss der fossilen Säugethier-Ueberreste von Pikermi. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse*, 8: 111-158.

**Zhu, T.X., Luk, S.H. y Cai, Q.G. 2002.** Tunnel erosion and sediment production in the hilly loess region, North China. *Journal of Hydrology*, 257: 78-90.



*Restos fósiles articulados de Protictitherium crassum de Batallones 1*

## **METODOLOGÍA Y MATERIALES ESTUDIADOS**





## 4. METODOLOGÍA Y MATERIALES ESTUDIADOS

---

### 4.1. METODOLOGÍA

El primer paso para poder comenzar a estudiar los restos fósiles de *Protictitherium crassum* de los yacimientos miocenos del Cerro de los Batallones ha consistido en seleccionar todas las piezas fósiles en las listas de excavación de las campañas de campo realizadas en dichos yacimientos.

Para este estudio se han seleccionado sobre todo los restos fósiles del yacimiento de Batallones-1. También se han elegido muchas piezas fósiles del yacimiento de Batallones-3 y 10 y alguna del yacimiento de Batallones-5.

Una vez separados los restos fósiles se procedió a restaurar y siglar todo el material. Muchas de las piezas de *Protictitherium crassum*, sobre todos de las últimas campañas de excavación llevadas a cabo hasta el momento, permanecen sin restaurar debido al gran número de fósiles hallados.

Una vez finalizado todo el trabajo de preparación de los restos fósiles seleccionados se procedió al estudio descriptivo y métrico.

Se ha estudiado el material craneal y el postcraneal.

En el caso de los restos fósiles de *Protictitherium crassum* de los otros yacimientos miocenos de España no fue necesario su restauración, ya que la mayoría de las piezas fósiles corresponden a excavaciones llevadas a cabo en los años 80 y el material se encuentra debidamente preparado e inventariado. Actualmente los restos fósiles de los yacimientos de Batallones se encuentran depositados en la Colección de Paleontología de Vertebrados y de Prehistoria del Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC) de Madrid.

#### 4.1.1. Nomenclatura de los elementos morfológicos del esqueleto

A la hora de efectuar las descripciones anatómicas del esqueleto cráneo-mandibular y postcraneal en la presente tesis se ha seguido la terminología utilizada por Barone (2010a, 2010b), Evans (1993) y la *Nomina Anatomica Veterinaria* (2005) (Figura 4.1).

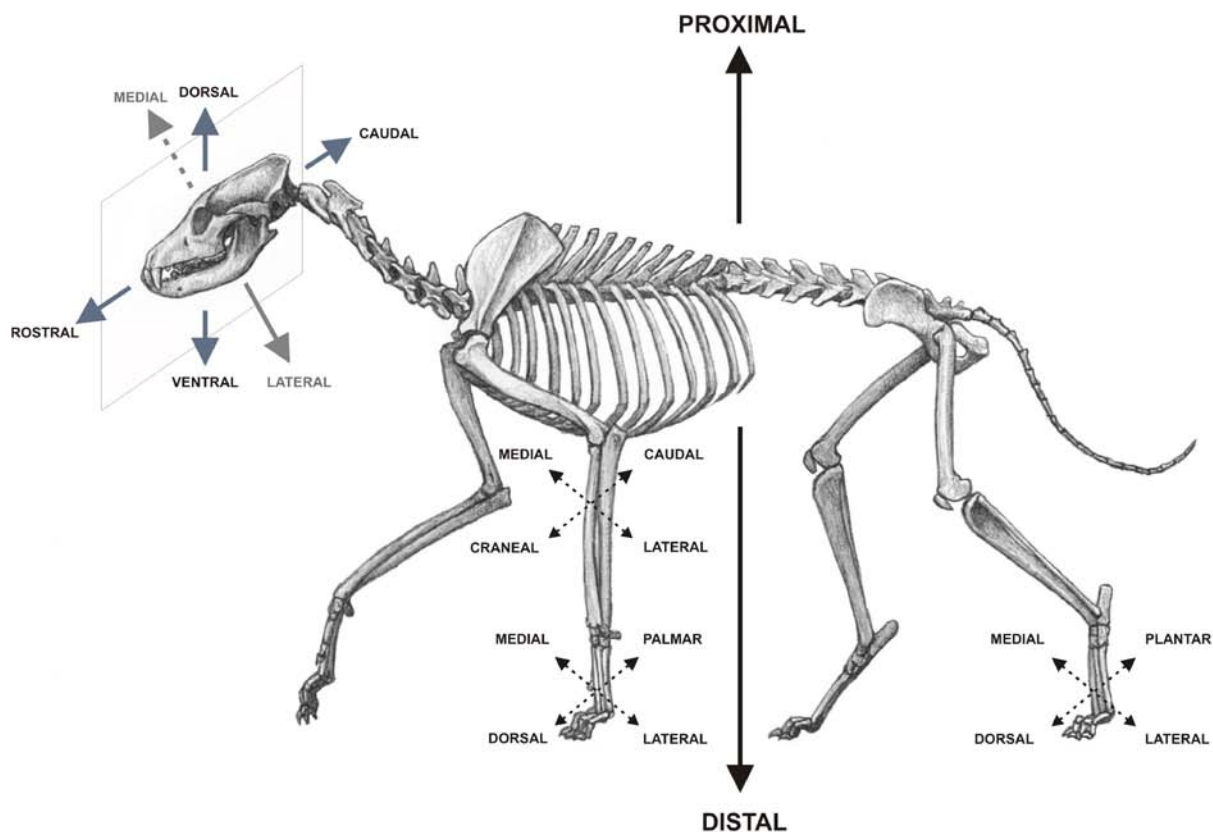


Figura 4.1. Nomenclatura utilizada para las descripciones morfológicas de los restos fósiles.

Para nombrar las piezas dentales se utilizan abreviaturas, de forma que se escribe la primera letra en mayúscula o minúscula, según sea la dentición superior o inferior, respectivamente, seguida del número de pieza en la serie dentaria. Así por ejemplo, el primer molar superior sería el M1 y el tercer premolar inferior sería el p3.

Para la nomenclatura de los elementos morfológicos de la dentición se ha seguido la terminología propuesta por Ginsburg, 1999. Dicha terminología se ha aplicado a las figuras específicas de la dentición realizadas para *Protictitherium crassum* (representadas en las figuras 4.2, 4.3, 4.4, 4.5, 4.6 y 4.7).

En el caso de los premolares inferiores se ha optado por utilizar nombres específicos para las cúspides. La cúspide principal de los premolares inferiores equivale al protocónido. En los premolares superiores la cúspide principal equivale al protocono.

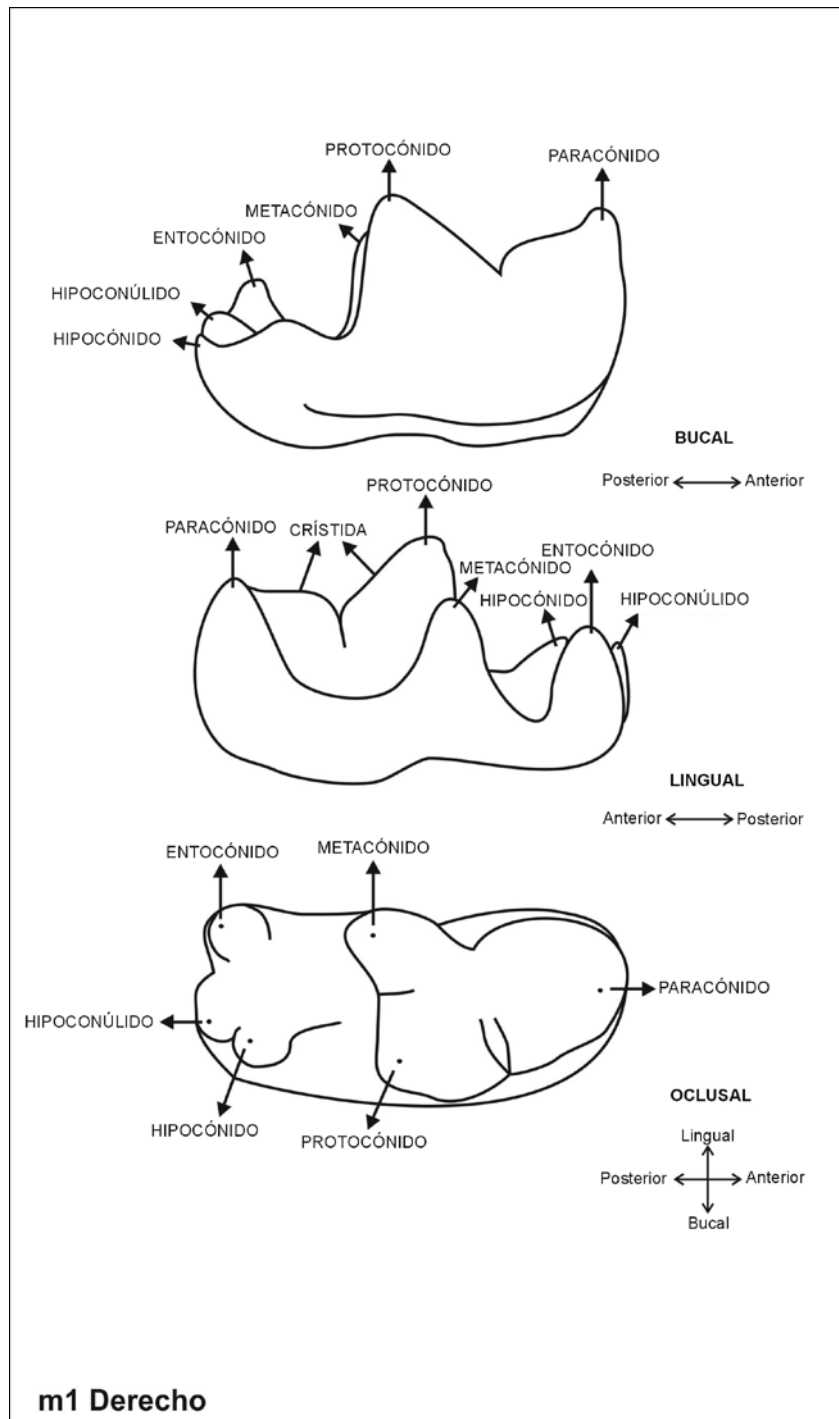


Figura 4.2. Nomenclatura para el m1 (Carnicera inferior).

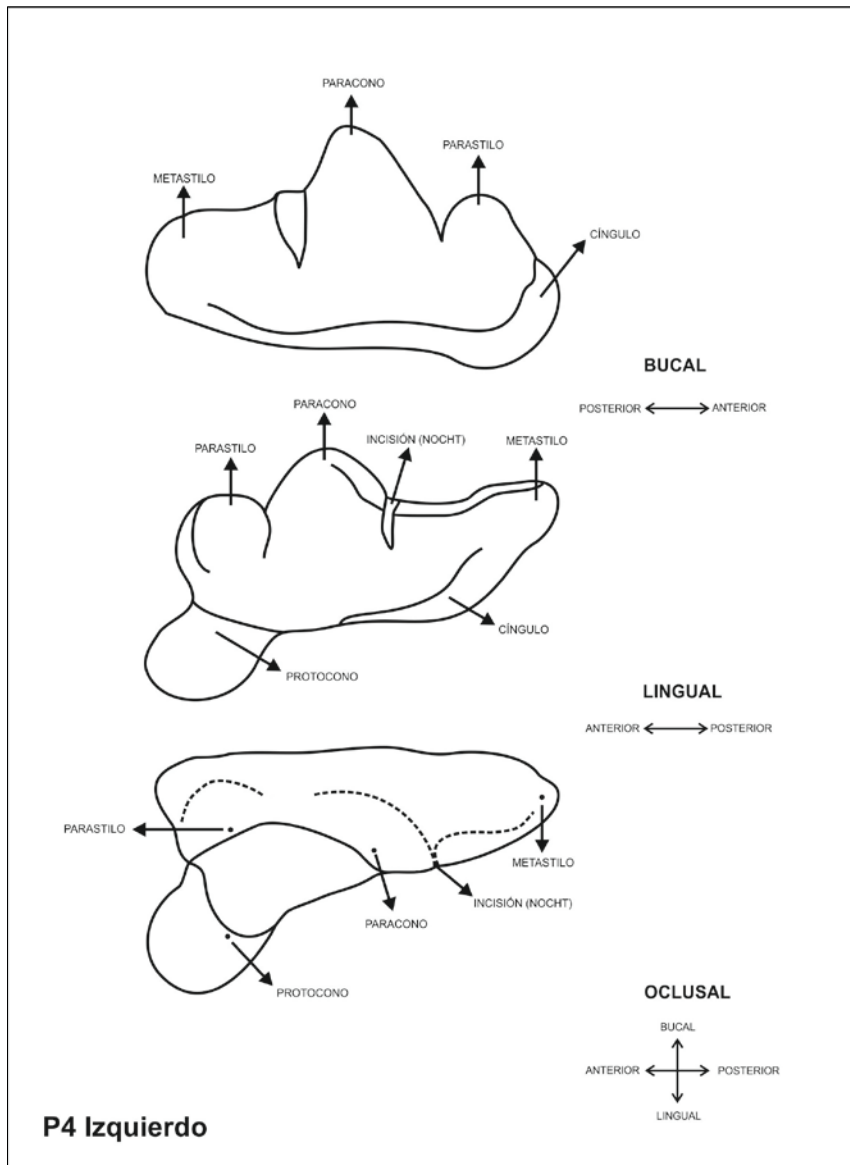


Figura 4.3. Nomenclatura para el P4 (Carnicera superior).

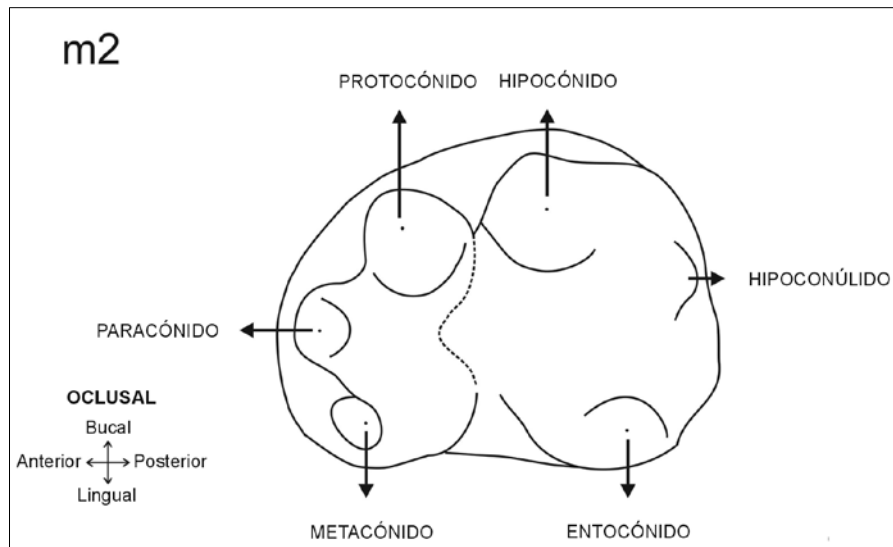


Figura 4.4. Nomenclatura para el m2.

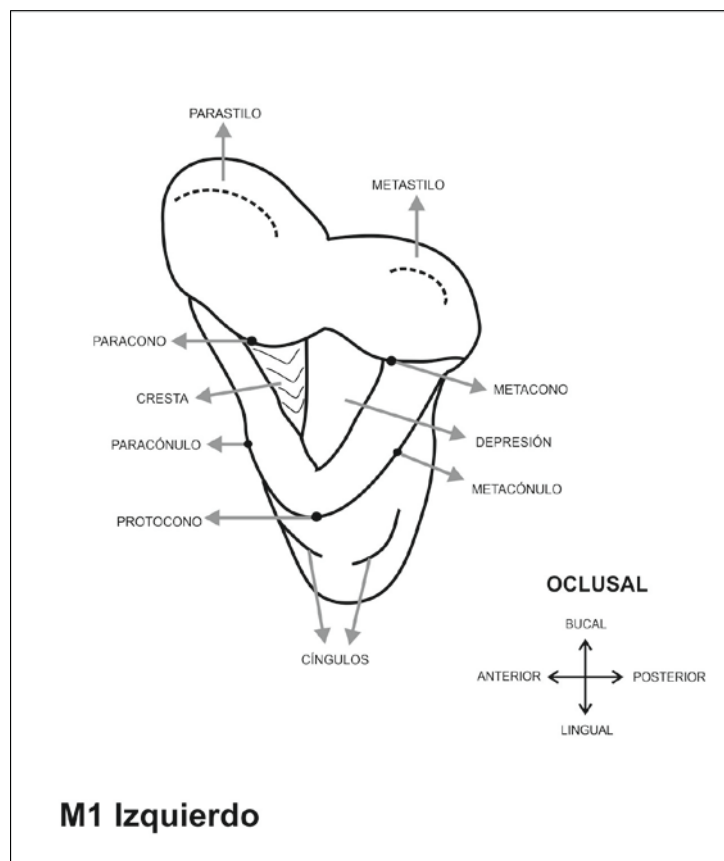


Figura 4.5. Nomenclatura para el M1.

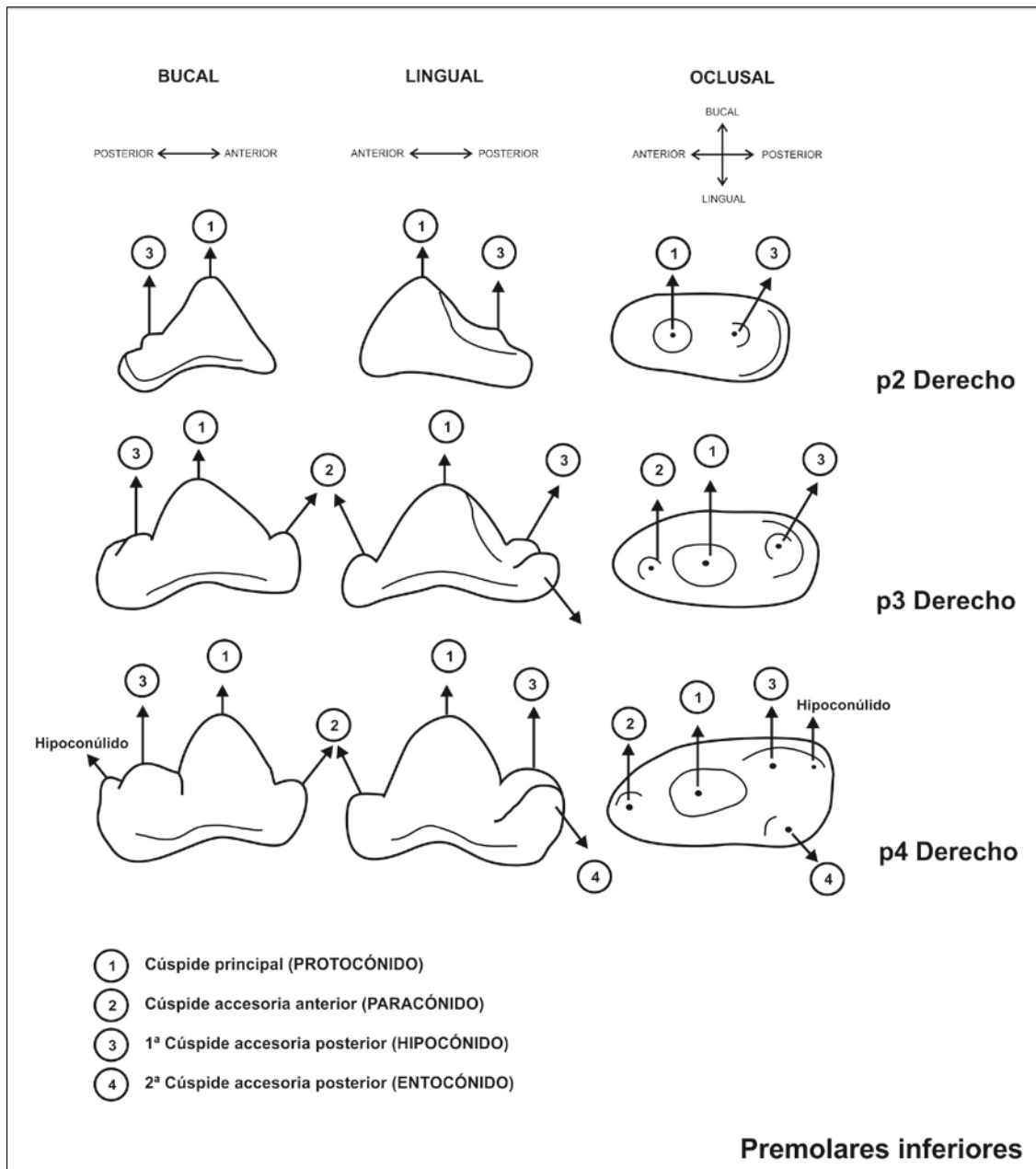


Figura 4.6. Nomenclatura para los premolares inferiores.



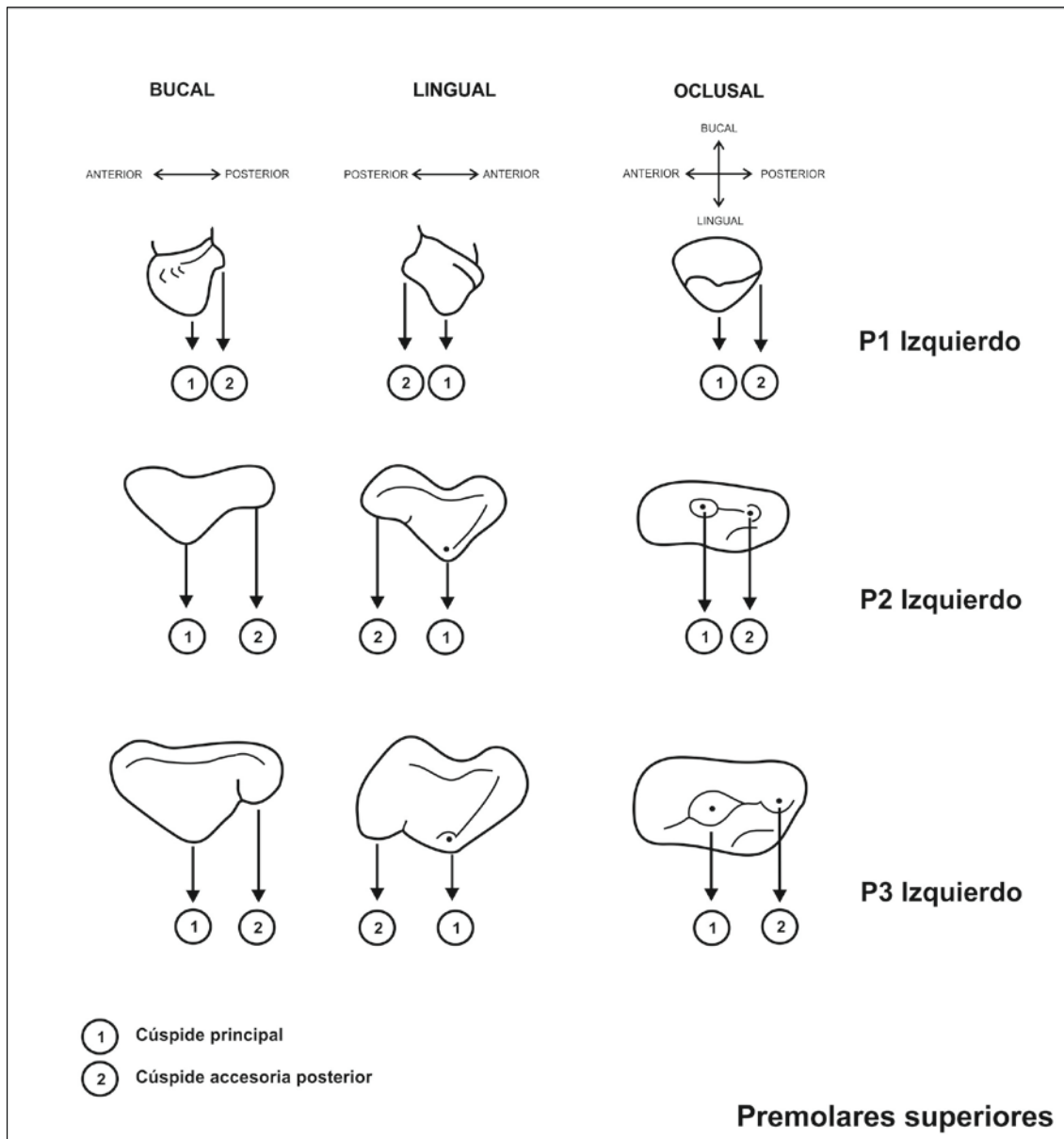


Figura 4.7. Nomenclatura para los premolares superiores.

#### 4.1.2. Medidas realizadas

El procedimiento de la toma de datos biométricos se ha realizado, en la mayoría de los restos fósiles, mediante un calibre digital Mitutoyo que permite tomar medidas de hasta 15 mm. En la dentición se ha utilizado la lupa binocular Leica MZ95 con cámara Leica DFC420.

Las dimensiones tomadas en los dientes han sido la longitud y la anchura siempre máximas. Además, en el m1 se ha tomado la longitud y anchura del talónido y la altura de todas las cúspides, siempre y cuando los dientes no presentaran desgaste. También, en esta pieza dental se ha tomado la medida del ángulo alfa (Figura 4.8). Este

ángulo fue definido por Crusafont y Truyols (1957) y relaciona la altura del protocónido del m1 con la longitud del talónido. Para su construcción trazamos una línea lo más tangencial posible a la base del diente, formada generalmente por dos convexidades, y otra línea que une el protocónido con la cúspide más alta del talónido, las dos líneas se cortan formando un ángulo que se denomina alfa. En este caso los molares tampoco deben estar desgastados. Estas medidas se han realizado sobre fotografía.

A continuación se muestran y se describen las medidas realizadas en cada uno de los restos óseos en las figuras 4.8, 4.9, 4.10, 4.11, 4.12 y 4.13. A continuación

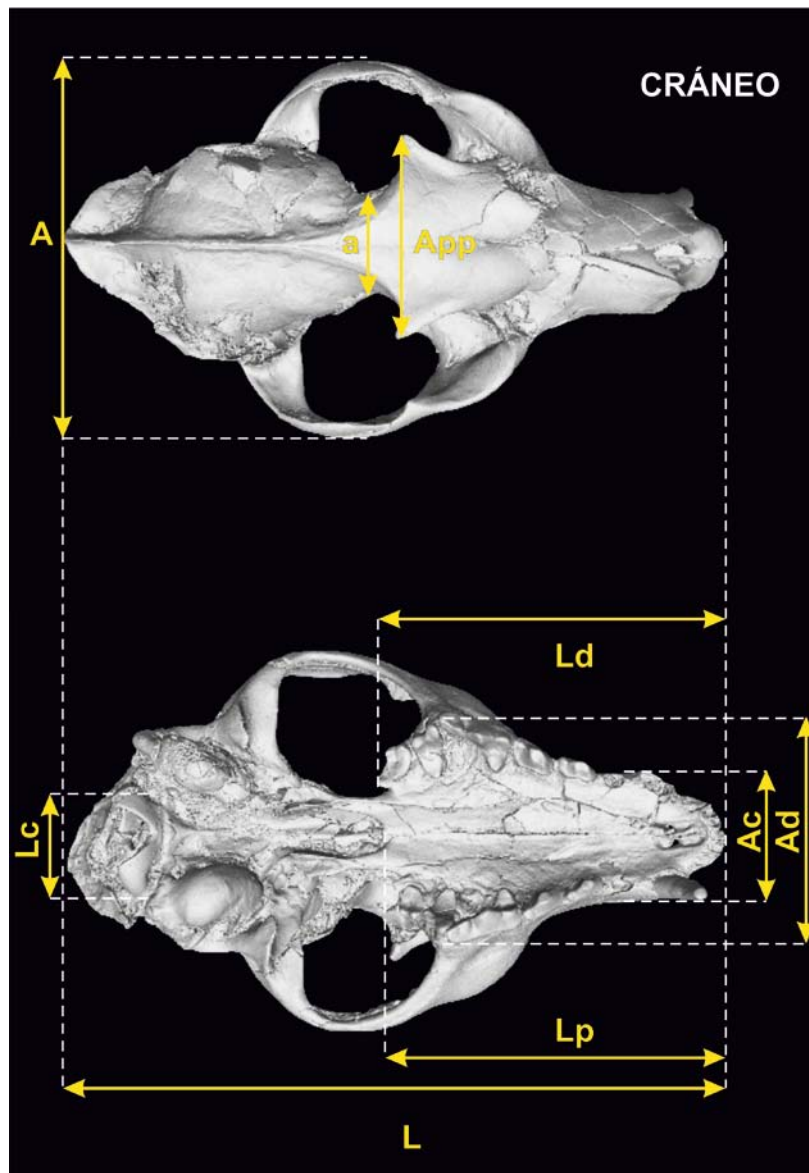


Figura 4.8. Medidas del cráneo de *Protictitherium crassum* utilizadas en este trabajo.

## CRÁNEO

L: Longitud máxima del cráneo desde la parte rostral del premaxilar hasta el borde más caudal del occipital.

Lp: Longitud desde el paladar hasta la parte rostral del premaxilar.

Ld: Longitud de la serie dentaria.

Lc: Longitud de los cóndilos occipitales.

A: Anchura máxima del cráneo a nivel de los arcos cigomáticos.

Ac: Anchura a nivel de los caninos.

Ad: Anchura a nivel de la parte más caudal de los P4.

App: Anchura del cráneo a nivel de los procesos cigomáticos.

a: Anchura mínima del cráneo.

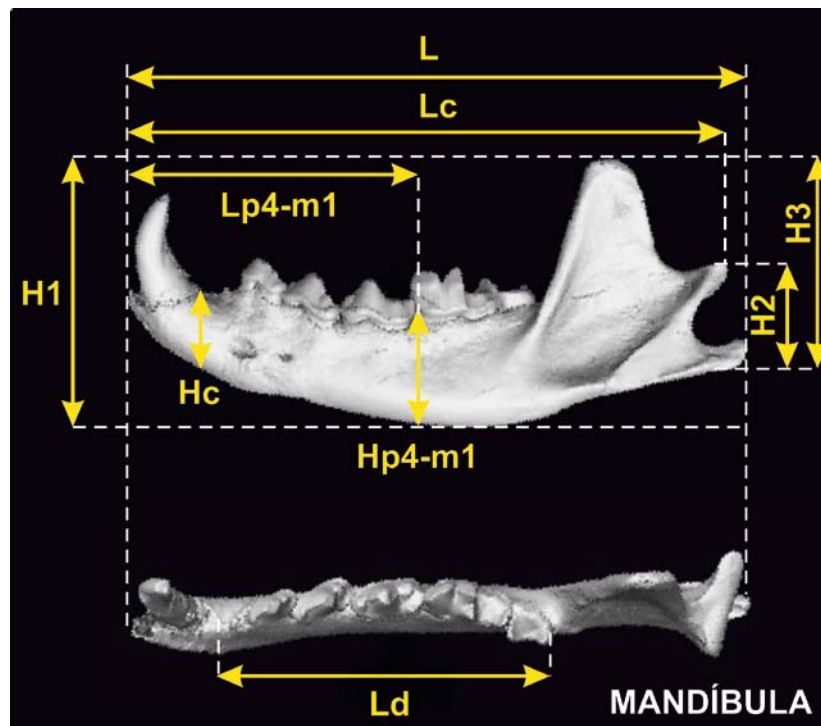


Figura 4.9. Medidas de la mandíbula de *Protictitherium crassum* utilizadas en este trabajo.

## MANDÍBULA

L: Longitud máxima mandibular desde la parte caudal del proceso angular hasta el extremo más rostral.

Lc: Longitud del cuerpo mandibular desde el proceso condilar hasta el extremo más rostral.

Ld: Longitud de la serie dentaria desde el p1-m2.

Lp4-m1: Longitud mandibular desde el espacio interdental entre el p4 y el m1 hasta el borde mesial del canino.

H1: Altura máxima mandibular.

H2: Altura desde la parte ventral del proceso angular hasta la parte dorsal del proceso condilar.

H3: Altura desde la parte ventral del proceso angular hasta la parte dorsal del proceso coronoide.

Hc: Altura del cuerpo mandibular al nivel del canino.

Hp4-m1: Altura del cuerpo mandibular al nivel del espacio interdental entre el p4 y el m1.

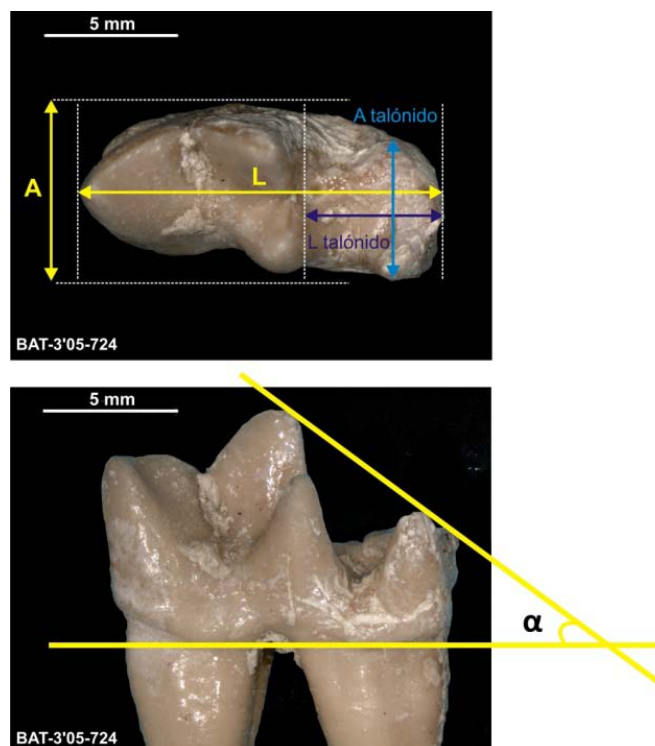


Figura 4.10. Medidas realizadas en el m1 de *Protictitherium crassum*.

## DENTICIÓN

L: Longitud máxima del diente

A: Anchura máxima del diente

L talónido: Longitud máxima del talónido del m1

A talónido: Anchura máxima del talónido del m1

## ESQUELETO POSTCRANEAL

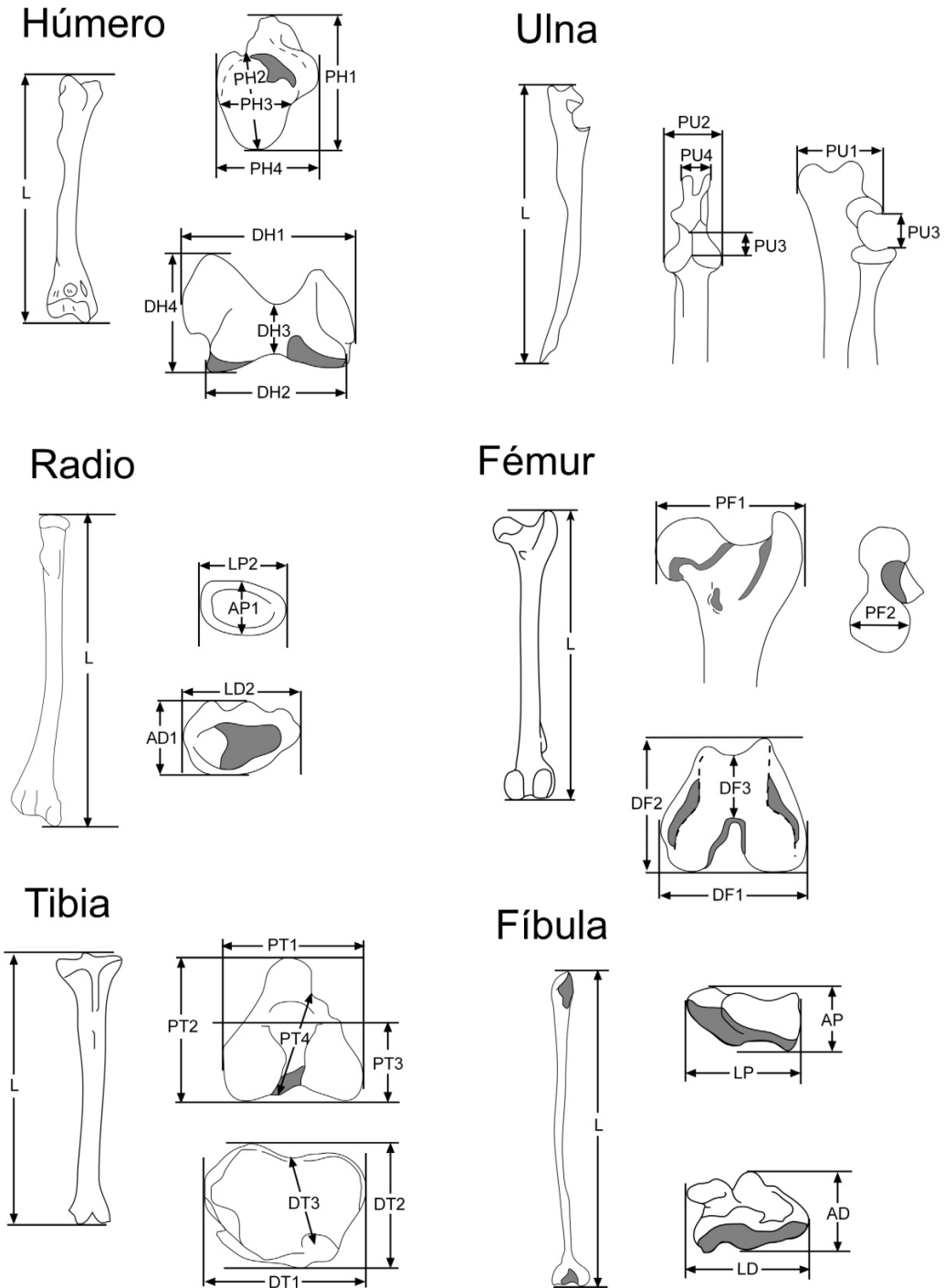


Figura 4.11. Medidas de los huesos largos de *Protictitherium crassum* utilizadas en este trabajo.

### HÚMERO

L: Longitud máxima.

PH1: Longitud cráneo-caudal máxima de la epífisis proximal.

PH2: Longitud cráneo-caudal de la cabeza femoral.

PH3: Anchura latero-medial de la cabeza femoral.

PH4: Anchura latero-medial de la epífisis proximal.  
DH1: Longitud latero-medial máxima de la epífisis distal.  
DH2: Longitud latero-medial mínima de la epífisis distal.  
DH3: Anchura cráneo-caudal mínima de la epífisis distal.  
DH4: Anchura cráneo-caudal máxima de la epífisis distal.

#### **ULNA**

L: longitud máxima.  
PU1: Longitud cráneo-caudal de la epífisis proximal.  
PU2: Anchura latero-medial del olecranon.  
PU3: Altura de la incisura troclear.  
PU4: anchura latero-medial máxima de la epífisis proximal.

#### **RADIO**

L: Longitud máxima.  
AP1: Anchura cráneo-caudal de la epífisis proximal.  
LP2: Longitud latero-medial máxima de la epífisis proximal.  
AD1: Anchura cráneo-caudal de la epífisis distal.  
LD2: Longitud latero-medial máxima de la epífisis distal.

#### **FÉMUR**

L: Longitud máxima.  
PF1: Longitud latero-medial máxima de la epífisis proximal.  
PF2: Anchura cráneo-caudal máxima de la cabeza del fémur.  
DF1: Longitud latero-medial máxima de la epífisis distal.  
DF2: Anchura cráneo-caudal máxima de la epífisis distal.  
DF3: Anchura cráneo-caudal mínima de la epífisis distal.

#### **TIBIA**

L: Longitud máxima.  
PT1: Longitud latero-medial máxima de la epífisis proximal.  
PT2: Anchura cráneo-caudal máxima de la epífisis proximal.  
PT3: Anchura cráneo-caudal de las facetas de articulación.  
PT4: Anchura cráneo-caudal de la superficie articular proximal  
DT1: Longitud latero-medial máxima de la epífisis distal.  
DT2: Anchura cráneo-caudal máxima de la epífisis distal.  
DT3: Anchura cráneo-caudal mínima de la epífisis distal.

#### **FÍBULA**

L: Longitud máxima.  
AP: Anchura cráneo-caudal máxima de la epífisis proximal.  
LP: Longitud máxima latero-medial de la epífisis proximal.  
AD: Anchura cráneo-caudal máxima de la epífisis distal.  
LD: Longitud latero-medial máxima de la epífisis distal.

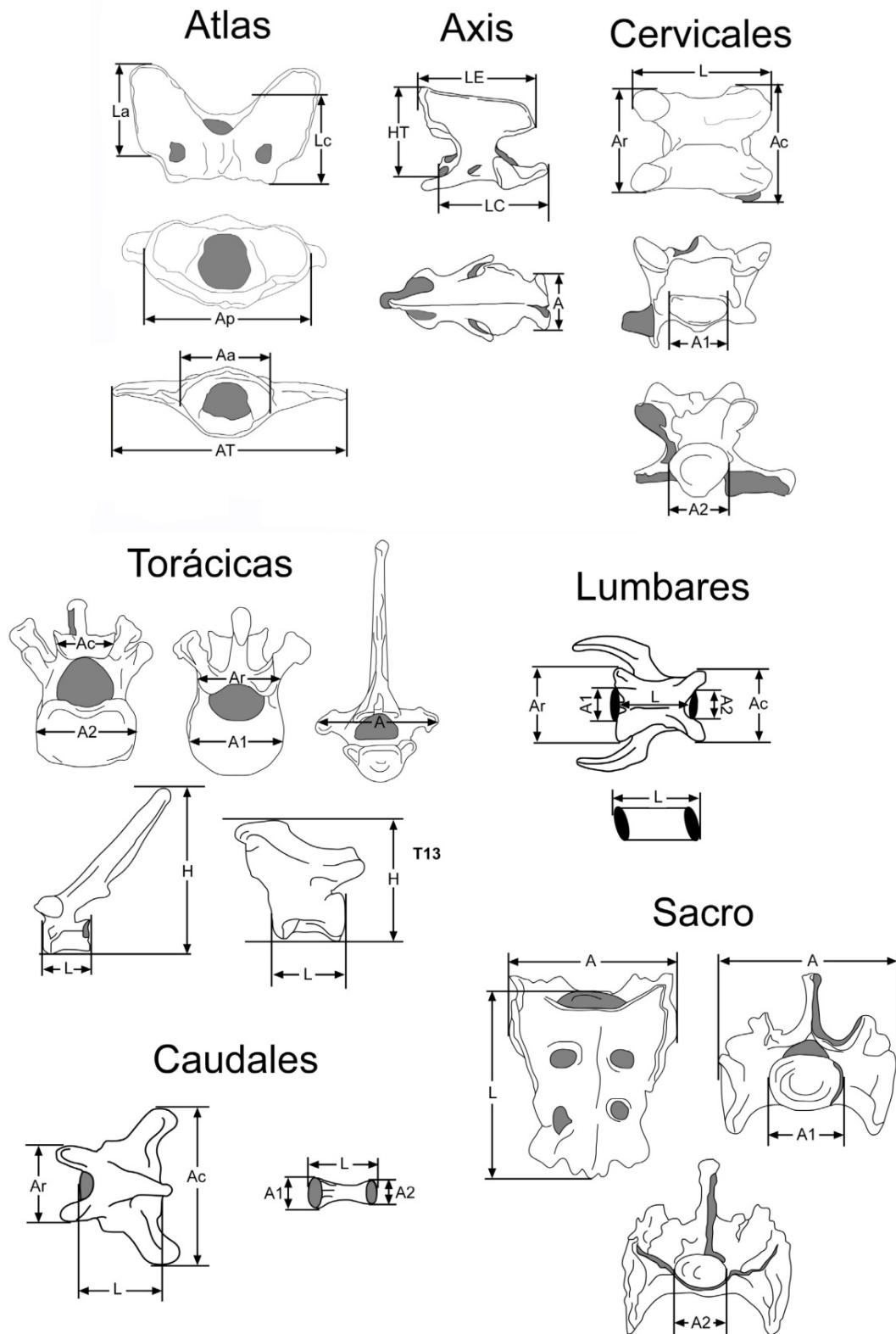


Figura 4.12. Medidas de las vértebras y sacro de *Protictitherium crassum* utilizadas en este trabajo.

#### ATLAS

Lc: Longitud cráneo-caudal del cuerpo vertebral.



AT: Anchura latero-medial máxima.

La: Longitud cráneo-caudal de las alas.

Ap: Anchura latero-medial de los procesos articulares craneales.

Aa: Anchura latero-medial de los procesos articulares caudales.

#### **AXIS**

LC: Longitud cráneo-caudal del cuerpo vertebral.

LE: Longitud cráneo-caudal del proceso espinoso.

A: Anchura latero-medial caudal.

HT: Altura axial dorso-ventral.

#### **CERVICALES**

L: Longitud cráneo-caudal del cuerpo vertebral.

Ar: Anchura latero-medial máxima craneal.

Ac: Anchura latero-medial máxima caudal.

A1: Anchura latero-medial craneal del cuerpo vertebral

A2: Anchura lateromedial caudal del cuerpo vertebral

#### **TORÁCICAS**

L: Longitud cráneo-caudal del cuerpo vertebral.

A: Anchura latero-medial máxima.

H: Altura máxima

Ac: Anchura latero-medial de los procesos articulares caudales.

Ar: Anchura latero-medial de los procesos articulares craneales.

A1: Anchura latero-medial craneal del cuerpo vertebral.

A2: Anchura latero-medial caudal del cuerpo vertebral.

#### **LUMBARES**

L: Longitud cráneo-caudal del cuerpo vertebral.

Ar: Anchura latero-medial máxima craneal.

Ac: Anchura latero-medial máxima caudal.

A1: Anchura latero-medial craneal del cuerpo vertebral.

A2: Anchura latero-medial caudal del cuerpo vertebral.

#### **CAUDALES**

L: Longitud cráneo-caudal del cuerpo vertebral.

Ar: Anchura latero-medial máxima craneal.

Ac: Anchura latero-medial máxima caudal.

A1: Anchura latero-medial craneal del cuerpo vertebral.

A2: Anchura latero-medial caudal del cuerpo vertebral.

#### **SACRO**

L: Longitud cráneo-caudal del cuerpo vertebral.

A: Anchura latero-medial máxima.

A1: Anchura latero-medial craneal del cuerpo vertebral.

A2: anchura latero-medial caudal del cuerpo vertebral.

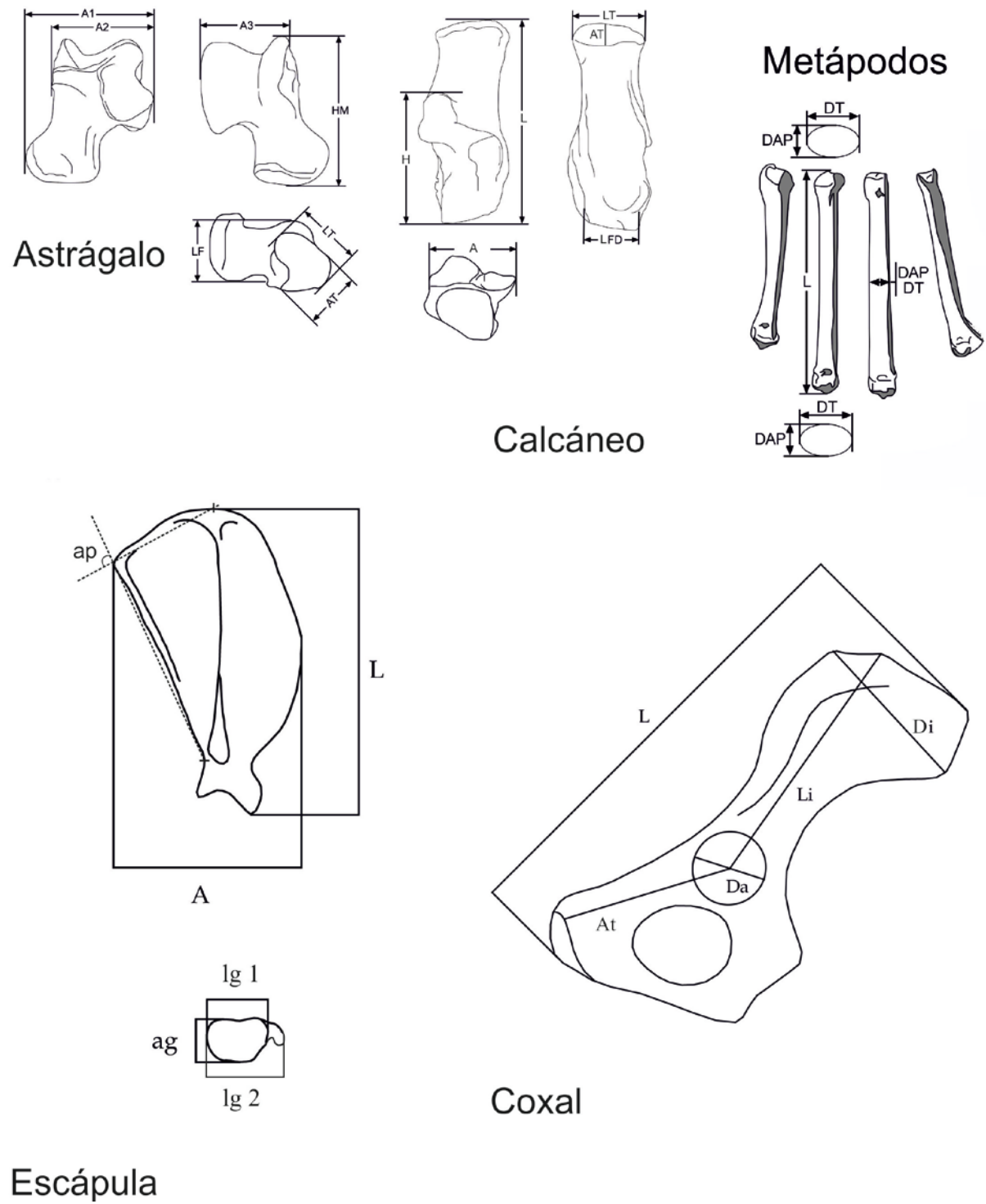


Figura 4.13. Medidas del astrágalo, calcáneo, metápodos, escápula y pelvis de *Protictitherium crassum* utilizadas en este trabajo.

### **ASTRÁGALO**

- A1: Anchura latero-medial máxima.
- A2: Anchura latero-medial máxima de la tróclea.
- A3: Anchura latero-medial de la tróclea (sólo la articulación).
- HM: Altura total próximo-distal.
- LF: Longitud cráneo-caudal de la faceta de articulación.
- LT: Longitud cráneo-caudal de la cabeza articular.
- AT: Anchura cráneo-caudal del tubérculo.

### **CALCÁNEO**

- L: Longitud próximo-distal máxima.
- H: Altura desde el borde distal del calcáneo hasta el borde proximal del *sustentaculum tali* (parte de la articulación con el astrágalo).
- AT/LT: Anchura y longitud del tubérculo calcáneo.
- LFD: Longitud latero-medial de la faceta de articulación distal del calcáneo.
- A: Anchura latero-medial máxima de la superficie de articulación para el astrágalo.

### **METÁPODOS**

- DAP: Anchura cráneo-caudal.
- DT: Anchura latero-medial.
- L: Longitud.

### **ESCÁPULA**

- A: Anchura máxima.
- L: Longitud máxima.
- ap: Ángulo escapular caudal
- ag: Anchura latero-medial de la cavidad glenoidea.
- lg1: Longitud cráneo-caudal de la cavidad glenoidea.
- lg2: Longitud cráneo-caudal máxima.

En las escápulas se ha calculado también el índice de longitud/anchura (L/A).

### **COXAL**

- L: Longitud máxima.
- Di: Anchura máxima del ilion.
- Li: Longitud del ilion.
- Da: Anchura del acetábulo.
- At: Distancia desde el centro del acetábulo hasta el punto más ancho del isquion.

En el coxal también se han tomado las medidas del ángulo del suelo pélvico y el índice de longitud/anchura del ilion (Li/A).

#### 4.1.3. Otras metodologías empleadas

Además, se han llevado a cabo análisis estadísticos mediante el programa SPSS versión 11.15.1 (SPSS, 2002). Con el fin de comprobar la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre las variables métricas del esqueleto de *Protictitherium crassum* de los distintos yacimientos del Cerro de los Batallones, se han contrastado las medias de las diversas variables mediante test de Student, haciéndose previamente un test de Levene para comprobar la homogeneidad de varianzas entre las muestras a comparar.

Para el estudio de la región auditiva se han realizado imágenes en 3D del cráneo de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones, en concreto de Batallones-1 (B-1990), usando un escáner Micro-CT Nikon XTH 160 instalado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales (C.S.I.C). Para su correcta utilización el cráneo se situó en posición completamente vertical. Las imágenes se han procesado con el programa ImageJ (Fiji, versión 1.46r; Rasband, 1997-2014) (Figura 4.14).



Figura 4.14. Realización de imágenes en 3D de un cráneo de *Protictitherium crassum* (B-1990) del yacimiento de Batallones-1 mediante el escáner Micro-CT Nikon XTH.

Además, en el capítulo 8, para la realización de los diferentes análisis filogenéticos se ha trabajado con dos software para la inferencia de árboles evolutivos. El primero de ellos ha sido el PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, versión 4.0 y el software de máxima parsimonia TNT v.1.1: Tree analysis using New Technology.

## 4.2. MATERIALES ESTUDIADOS

### 4.2.1. Material actual

Para el estudio de la anatomía comparada se ha trabajado con restos óseos de especies de carnívoros actuales. La mayoría del material actual estudiado se conserva en la Colección de Mamíferos del Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC) de Madrid, aunque también se ha estudiado material procedente de la Colección del Museo Anatómico del Departamento de Anatomía Humana de la Universidad de Valladolid.

Las especies actuales seleccionadas pertenecen a tres de las familias del Suborden Feliformia y a una familia del suborden Caniformia.

A continuación se detallan los ejemplares actuales estudiados:

Orden Carnivora

Suborden Feliformia

*Leopardus wiedii* (Familia Felidae): Conocido como gato tigre o tigrillo

(Caja 75, Anatomía Comparada de la Colección de Paleontología de Vertebrados y de Prehistoria, MNCN)

*Genetta genetta* (Familia Viverridae): Conocida también como gato almizclero.

(MNCN-M-20.466, hembra. Procedencia: Recogida en Hoyo de Manzanares, Madrid. Colección de Mamíferos, MNCN)

*Herpestes ichneumon* (Familia Herpestidae): Meloncillo o mangosta común. (MNCN-M-21.735. Procedencia: Recogido en Boadilla del Monte, Madrid. Colección de Mamíferos, MNCN)

*Viverra zibethica* Anatomía Comparada de la Colección de Paleontología de Vertebrados y de Prehistoria, MNCN)

*Crocuta crocuta* (Familia Hyaenidae). Hiena manchada. Caja 4181, hembra, esqueleto completo. Museo Anatómico-Departamento de Anatomía humana, Universidad de Valladolid.

*Hyaena hyaena* (Familia Hyaenidae). Hiena rayada. Caja 2257, macho, esqueleto completo. Procedencia: Zoo de Madrid. Museo Anatómico-Departamento de Anatomía humana, Universidad de Valladolid.

*Civettictis civetta* (Familia Viverridae). Civeta africana. Caja 2955, cráneo. Procedencia: Zimbawe. Museo Anatómico-Departamento de Anatomía humana, Universidad de Valladolid.

*Civettictis civetta* (Familia Viverridae). Civeta africana. Caja 3304, hembra, esqueleto completo. Procedencia: museo Nacional de Kenia. Museo Anatómico-Departamento de Anatomía humana, Universidad de Valladolid.

#### Suborden Caniformia

*Canis aureus* (Familia Canidae): Chacal común dorado. Hembra, Caja 75, Anatomía Comparada de la Colección de Paleontología de Vertebrados y de Prehistoria, MNCN).

También se han consultado las colecciones de los siguientes centros e instituciones: Sociedad de Ciencias Aranzadi, Museo de San Telmo, San Sebastián (SCA), Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN), Estación Biológica de Doñana, Sevilla (EBD) y British Museum-Natural History, London (NHM).

#### 4.2.2. Material fósil

El material objeto de estudio de la presente Tesis Doctoral está formado por restos fósiles de *Protictitherium crassum* procedentes de varios yacimientos del Mioceno de España, destacando en primer lugar los yacimientos del Cerro de los Batallones, Torrejón de Velasco, Madrid.

Estos yacimientos han proporcionado una muestra muy completa de todo el esqueleto de esta especie. En total se han estudiado más de 700 elementos anatómicos, sin contar la dentición.

El material fósil procedente de los yacimientos del Cerro de los Batallones se encuentra depositado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid.

##### 4.2.2.1. *Protictitherium crassum* procedente del Cerro de los Batallones

A lo largo de las distintas campañas de excavación realizadas en los yacimientos del Cerro de los Batallones se han utilizado diferentes siglas que, con el tiempo, se han ido modificando. A continuación se adjunta un resumen de las mismas.

- **B/S-xx** corresponde al yacimiento de Batallones 1 y en concreto a los fósiles que se localizaron en el nivel de superficie en las primeras campañas de excavación, seguido del número de inventario.
- **B-xx** también corresponde al yacimiento de Batallones 1 y, al igual que en el caso anterior, a las primeras campañas de excavación, en las que no se siglaban los restos fósiles con el número de la cuadrícula donde se hallaban, ni el año de excavación, tan sólo se indicaba el número de inventario que correspondiera.

Esta forma de siglar los fósiles comenzó a utilizarse desde el primer año (1991) y se mantuvo hasta el año 2000.

- **BAT-1'02-D6-100**- El primer número indica el yacimiento (en este caso Batallones 1), a continuación se muestra la letra y número correspondiente a la cuadrícula donde se ha localizado el fósil y por último el número de inventario.

Esta es la sigla que se utiliza en todos los yacimientos del Cerro de los Batallones, a excepción de Batallones 3, donde se suprime el número de la cuadrícula (por ejemplo: BAT-3'14-54).

En cuanto al material fósil estudiado, a continuación se detalla un listado con las siglas del material fósil de *Protictitherium crassum* proveniente de los distintos yacimientos del Cerro de los Batallones. En la lista se indica qué piezas fósiles corresponden a cada uno de los yacimientos, si son izquierdas o derechas y, por último, si el material está en conexión anatómica con otros restos óseos, ya que existen numerosos restos de *Protictitherium crassum*, sobre todo de los yacimientos de Batallones-1 y 10, que se han hallado en conexión anatómica (Figura 4.15).

### **CRÁNEO Y MAXILARES**

Se han estudiado un total de 23 cráneos completos y 4 maxilares.

Se han extraído 15 cráneos en el yacimiento de Batallones-1 y 8 en el de Batallones-3. De los 4 maxilares hallados, 1 corresponde al yacimiento de Batallones-1, 2 al de Batallones-3 y 1 al de Batallones-10.

#### **Cráneos**

##### **- BATALLONES 1**

B-1990

B-2544

B-2776

B-2800

B-2801 (Sin restaurar, muy carbonatado)

B-2802

B-2803

B-2804

B-2889

B-5460 (Bloque esqueleto, en conexión con hemimandíbula (5461), atlas (5462), axis (5463), escápulas (5464 y 5465), húmeros (5466 y 5467), vertebras (5468-5481) costillas (5482-5497) y rótula (5498).

BAT-1'02-E6-203 (Material asociado (del BAT-1'02-E6-204 al BAT-1'02-E6-231), incluidas hemimandíbulas derecha e izquierda (BAT-1'02-E6-207a y b) y varias piezas de postcraneal).

BAT-1'03-D4-67 (En varios fragmentos, ambos con P4-M1-M2 izquierdo y derecho)

BAT-1'03-D6-77

BAT-1'04-D7-31

BAT-1'06-D4-1



- **BATALLONES 3**

BAT-3'09-1531

BAT-3'10-402 (En fragmentos, carbonatado)

BAT-3'11-1750

BAT-3'12-2210

BAT-3'13-368

BAT-3'13-428

BAT-3'13-631

BAT-3'13-1261

**Maxilares**

- **BATALLONES 1**

BAT-1'01-D5-126 (Fragmento con M2-M1-P4)

- **BATALLONES 3**

BAT-3'07-303 (Fragmento maxilar derecho con P4-P3 y dientes sueltos: M2-M1)

BAT-3'09-518 (Fragmento con P4-P1-C)

- **BATALLONES 10**

BAT-10'12-D6-147

**HEMIMANDÍBULAS**

Se han estudiado un total de 52 hemimandíbulas.

En el yacimiento de Batallones 1 se han documentado 28 (16 izquierdas y 12 derechas), 22 se han localizado en el yacimiento de Batallones-3 (8 izquierdas y 14 derechas), 1 en Batallones-5 (derecha) y 1 en Batallones-10 (derecha).

**IZQUIERDAS**

- **BATALLONES 1**

BAT-287 (12)

B-1449

B-1977

B-2378

B-2187

B-2378

B-2544 i (En conexión con hemimandíbula derecha B-2544)

B-2776 (1) (En conexión con hemimandíbula derecha B-2776 (2)).

B-3358

BAT-1'02-D5-85

BAT-1'02-D6-100 (Asociada a fragmento falange (BAT-1'02-D6-100a), astrágalo (BAT-1'02-D6-100b) y metápodo (BAT-1'02-D6-100c)

BAT-1'02-E6-207b (Asociado a atlas (204), axis (205), escápula (206), hemimandíbula derecha (207a), ulnas izquierda y derecha (208 i y d), radio izquierdo y derecho (209a y b), húmero (210), fémur (211), tibia (212A), fibula (212B), astrágalo (212C), rótula (216) y metápodos, vértebras y costillas.

BAT-1'04-C4-54

BAT-1'04-E5-354

- **BATALLONES 3**

BAT-3'05-687 (Fragmento)

BAT-3'06-598

BAT-3'10-567 (Fragmento con p1-p2-p3)

BAT-3'11-835

BAT-3'11-2216

BAT-3'12-1920

BAT-3'12-2799

BAT-3'13-427 i (Mandíbula completa con sínfisis fusionada)

**DERECHAS**

- **BATALLONES 1**

B-279

B-460

B-2544d (En conexión con hemimandíbula izquierda B-2544)

B-2776 (2) (En conexión con hemimandíbula izquierda B-2776 (1)).

B-2804 Md

B-2805

B-2806

B-2863 (Con p4 y p2)

B-5423

B-5461(Bloque esqueleto, en conexión con cráneo (5460), atlas (5462), axis (5463), escápulas (5464 y 5465), húmeros (5466 y 5467), vertebras (5468-5481), costillas (5482-5497) y rótula (5498).

BAT-1'01-C6-146

BAT-1'02-E6-207a (En conexión con hemimandíbula derecha BAT-1'02-E6-207b)

BAT-1'02-E6-207a (Asociado a atlas (204), axis (205), escápula (206), hemimandíbula izquierda (207b), ulnas izquierda y derecha (208 i y d), radio izquierdo y derecho (209a y b), húmero (210), fémur (211), tibia (212A), fibula (212B), astrágalo (212C), rótula (216) y metápodos, vértebras y costillas.

BAT-1'03-F6-46 (Juvenil)

- **BATALLONES 3**

BAT-3'05-298-349-431 (3 Fragmentos)

BAT-3'05-722

BAT-3'09- SUP (Fragmento)

BAT-3'10-890

BAT-3'11-897 (Fragmento)

BAT-3'11-994 (Juvenil)

BAT-3'11-1185 (Fragmento con p4)

BAT-3'12-237 (Talla pequeña)

BAT-3'12-765

BAT-3'12-1066

BAT-3'12-1852

BAT-3'12-2143 (Fragmento con m1)

BAT-3'12-2187

BAT-3'13-427 d (Mandíbula completa con sínfisis fusionada)

- **BATALLONES 5**

BAT-5'06-G12-74 (Fragmento con p4)

- **BATALLONES 10**

BAT-10'13- D6-69 (Completa con m1)

**ESQUELETO POSTCRANEAL**

**ESCÁPULAS**

Se han estudiado un total de 16 escápulas: 9 izquierdas y 7 derechas.

Las escápulas que se han localizado pertenecen al yacimiento de Batallones-1 (7 izquierdas y 6 derechas), Batallones-3 (1 izquierda) y Batallones-10 (1 izquierda y 1 derecha).

**IZQUIERDAS**

- **BATALLONES 1**

B-2188

B-2544i

B-2696 (40)

B-2932 (Sólo cavidad glenoidea)

B-5464 (Bloque esqueleto, en conexión con cráneo (5460), hemimandíbula (5461), atlas (5462), axis (5463), escápula (5465), húmeros (5466 y 5467), vertebras (5468-5481), costillas (5482-5497) y rótula (5498).

B-6077 (Con mucho sedimento)

BAT-1'04-E4-2002

- **BATALLONES 3**

BAT-3'11a Asociada a tibia (BAT-3'11 b)

- **BATALLONES 10**

BAT-10'13-D6-50. En conexión anatómica. Asociado a vértebras torácicas (46-47-48-102-103-104-105-106-107-108-109-110-51), vértebras lumbares (D5-52-111-112-113-114-115-116), sacro (117), vértebras caudales (D5-118-119-120-50-51-52-53-54-55-56-57-58-59), coxales (D5-121 y D5-122), escápula (D6-49), tibia (D5-123), fíbula (D5-124), fémures (D5-53 y D5-125), húmeros (D5-126 y D5-127), astrágalo (D5-128), calcáneo (D5-129) y rótula (D5-130). Bloque *Protictitherium* BAT-10'13.

**DERECHAS**

- **BATALLONES 1**

B-268

B-2195

B-2544d

B-4313

B-5465 (Bloque esqueleto, en conexión con cráneo (5460), hemimandíbula (5461), atlas (5462), axis (5463), escápula (5464), húmeros (5466 y 5467), vertebras (5468-5481), costillas (5482-5497) y rótula (5498).

BAT-1'02-E6-206 (Asociado a atlas (204), axis (205), hemimandíbula derecha e izquierda (207 a y b), ulnas izquierda y derecha (208 i y d), radio izquierdo y derecho (209a y b), húmero (210), fémur (211), tibia (212A), fíbula (212B), astrágalo (212C) y metápodos, vértebras y costillas.

- **BATALLONES 10**

BAT-10'13-D6-49. En conexión anatómica. Asociado a vértebras torácicas (46-47-48-102-103-104-105-106-107-108-109-110-51), vértebras lumbares (D5-52-111-112-113-114-115-116), sacro (117), vértebras caudales (D5-118-119-120-50-51-52-53-54-55-56-57-58-59), coxales (D5-121 y D5-122), escápula (D6-50), tibia (D5-123), fíbula (D5-124), fémures (D5-53 y D5-125), húmeros (D5-126 y D5-127), astrágalo (D5-128), calcáneo (D5-129) y rótula (D5-130). Bloque *Protictitherium* BAT-10'13.

**HÚMEROS**

Se han estudiado un total de **38 húmeros**: 19 izquierdos y 19 derechos.

Los yacimientos del Cerro de los Batallones donde se han localizado los húmeros son: Batallones-1 (15 izquierdos y 16 derechos), Batallones-3 (2 izquierdos y 2 derechos), Batallones-5 (1 izquierdo) y Batallones-10 (1 izquierdo y 1 derecho).

**IZQUIERDOS**

- **BATALLONES 1**

B/S-570 (Epífisis distal)

B/S-574 (Epífisis proximal)

B/S-593

B/S-2876 (Material asociado a la ulna derecha (B/S-2874) y radio derecho (B/S-2875))

B-70

B-167 (Epífisis proximal)

B-237

B-2544a (Asociado al húmero derecho B-2544b)

B-2818 (Material asociado con ulna (B-2817), radio (B-2816), metacarpianos, falanges, carpales y sesamoideos).

B-3520 (Material asociado a rótula (3519 (2)), cabeza fémur (3522), calcáneo y astrágalo (3523 (1 y 2)), tarsales (B-3523 (3, 4, 5, 6,7 y 8)) y MT-II, III, IV y V (B-3524 (1, 2, 3 y 4))

B-5466 (Bloque esqueleto, en conexión con cráneo (5460), hemimandíbula (5461), atlas (5462), axis (5463), escápulas (5464 y 5465), húmero (5467), vertebras (5468-5481, costillas (5482-5497) y rótula (5498).

BAT-1'02-D3-46 Asociado a coxal (45), ulna (47), radio (48), costilla (49), vértebras cervicales (50 a y b), vértebras caudales (50 c, d y e), metápodos (51, 52, 53), falanges (1ª, 2ª y 3ª) (54, 55, 56 y 57), carpales y fragmentos de escápula.

BAT-1'02-D6-114

BAT-1'02-E6-210

BAT-1'04-C4-21

- **BATALLONES 3**

BAT-3'06-781 (Muy fragmentado)

BAT-3'12-56

- **BATALLONES 5**

BAT-5'10-H4-189 (epífisis proximal)

- **BATALLONES 10**

BAT-10'13-D5-126. En conexión anatómica. Asociado a vértebras torácicas (46-47-48-102-103-104-105-106-107-108-109-110-51), vértebras lumbares (D5-52-111-112-113-114-115-116), sacro (117), vértebras caudales (D5-118-119-120-50-51-52-53-54-55-56-57-58-59), coxales (D5-121 y D5-122), escápulas (D6-49 y D6-50), tibia (D5-123), fíbula (D5-124), fémures (D5-53 y D5-125), húmero (D5-127), astrágalo (D5-128), calcáneo (D5-129) y rótula (D5-130). Bloque *Protictitherium* BAT-10'13.

**DERECHOS**

- **BATALLONES 1**

B/S-2863

B-65 (1) (Epífisis distal) (Asociado al carpal 65(2))

B-700

B-2525 (50)

B-2544b (Asociado al húmero izquierdo B-2544a)

B-2814

B-2871

B-2872 (Epífisis distal)

B-2947 (Epífisis distal)

B-5467 (Bloque esqueleto, en conexión con cráneo (5460), hemimandíbula (5461), atlas (5462), axis (5463), escápulas (5464 y 5465), húmero (5466), vertebras (5468-5481), costillas (5482-5497) y rótula (5498).

BAT-1'03-D5-60a

BAT-1'04-D6-128 (Epífisis distal)

BAT-1'02-E6-210 (Asociado a atlas (204), axis (205), escápula (206), hemimandíbula derecha e izquierda (207 a y b), ulnas izquierda y derecha (208 i y d), radio izquierdo y derecho (209a y b), fémur (211), tibia (212A), fíbula (212B), astrágalo (212C), rótula (216) y metápodos, vértebras y costillas.

BAT-1'04-E4-199

BAT-1'05-F5-186 (Falta la epífisis proximal)

BAT-1'07-F3-24A y B (En dos fragmentos, proximal (A) y distal (B)).

- **BATALLONES 3**

BAT-3'10-190

BAT-3'11-315

- **BATALLONES 10**

BAT-10'13-D5-127. En conexión anatómica. Asociado a vértebras torácicas (46-47-48-102-103-104-105-106-107-108-109-110-51), vértebras lumbares (D5-52-111-112-113-114-115-116), sacro (117), vértebras caudales (D5-118-119-120-50-51-52-53-54-55-56-57-58-59), coxales (D5-121 y D5-122), escápulas (D6-49 y D6-50), tibia (D5-123), fíbula (D5-124), fémures (D5-53 y D5-125), húmero (D5-126), astrágalo (D5-128), calcáneo (D5-129) y rótula (D5-130). Bloque *Protictitherium* BAT-10'13.

## **RADIOS**

Se han estudiado un total **de 41 radios**: 22 izquierdos y 19 derechos.

Los yacimientos del Cerro de los Batallones donde se han localizado los radios son: Batallones-1 (16 izquierdos y 14 derechos), Batallones-3 (5 izquierdos y 4 derechos) y Batallones-10 (1 izquierdo y 1 derecho).

### **IZQUIERDOS**

#### **- BATALLONES 1**

B/S-2870

B-34

B-1892

B-1935 (Epífisis distal)

B-2544a (Asociado al radio derecho B-2544b)

B-2812

B-2816 (Material asociado con húmero (B-2818), ulna (B-2817), metacarpianos, falanges, carpales y sesamoideos).

B-2865

B-2888 (Epífisis distal)

B-2946 (Asociado a calcáneo izquierdo (2945), metacarpiano IV ó V (2944), MC-I (2943), falange (2942), epífisis costilla (2941) y sesamoideo (2940)

B-2999

B-3866

BAT-1'02-D3-48 Asociado a coxal (45), húmero (46), ulna (47), costilla (49), vértebras cervicales (50 a y b), vértebras caudales (50 c, d y e), metápodos (51, 52, 53), falanges (1ª, 2ª y 3ª) (54, 55, 56 y 57), carpales y fragmentos de escápula.

BAT-1'02-E6-209a (Asociado a atlas (204), axis (205), escápula (206), hemimandíbula derecha e izquierda (207a y b), ulnas izquierda y derecha (208 i y d), radio derecho (209b), húmero (210), fémur (211), tibia (212A), fibula (212B), astrágalo (212C), rótula (216) y metápodos, vértebras y costillas.

BAT-1'04-D4-263

BAT-1'07-F5-99 (Epífisis distal (a) y diáfisis (b), 2 fragmentos).

#### **- BATALLONES 3**

BAT-3'06-602 (Juvenil, falta epífisis distal)

BAT-3'10-1482 (Juvenil)

BAT-3'10-2286 (Juvenil)

BAT-3'10-2287 (Epífisis distal juvenil)

BAT-3'12-902

#### **- BATALLONES 10**

BAT-10'12-D6-160b (En dos fragmentos, en conexión con ulna izquierda (a) y fragmento distal húmero(c)).

### **DERECHOS**

#### **- BATALLONES 1**

B/S-2869

B/S-2875 (Asociado a la ulna derecha B/S-2874 y al húmero izquierdo B/S-2876)

B-254

B-583

B-1565

B-2299

B-2512

B-2544b (Asociado al radio izquierdo B-2544a)

B-2813

BAT-1'02-E6-209b (Asociado a atlas (204), axis (205), escápula (206), hemimandíbula derecha e izquierda (207a y b), ulnas izquierda y derecha (208 i y d), radio derecho (209a), húmero (210), fémur (211), tibia (212A), fíbula (212B), astrágalo (212C), rótula (216) y metápodos, vértebras y costillas.

BAT-1'04-C4-22 (Juvenil)

BAT-1'04-C4-29 (Epífisis distal)

BAT-1'04-E5-246 (Epífisis distal)

BAT-1'07-F6-12

- **BATALLONES 3**

BAT-3'09-975

BAT-3'09-1094

BAT-3'12-1203 (En dos fragmentos)

BAT-3'13-1115 (Juvenil)

- **BATALLONES 10**

BAT-10'11-F4-5

**ULNAS**

Se han estudiado un total de **26 ulnas**: 14 izquierdas y 12 derechas.

Los yacimientos del Cerro de los Batallones donde se han localizado las ulnas son: Batallones-1 (12 izquierdas y 7 derechas), Batallones-3 (1 izquierda y 2 derechas) y Batallones-10 (1 izquierda y 3 derechas).

**IZQUIERDAS**

- **BATALLONES 1**

B/S-582 (Epífisis proximal)

B/S-2868 (Epífisis proximal y diáfisis)

B-246

B-2148

B-2544d (Asociada a la ulna derecha B-2544c, y a los radios: izquierdo B-2544a y derecho B-2544b, diáfisis y epífisis distal)

B-2815

B-2817 (Material asociado con húmero (B-2818), radio (B-2816), metacarpianos, falanges, carpales y sesamoideos)

B-2877 (Bloque 1)

B-4680

BAT-1'02-C6-93 (Asociado a fémur (92), metápodos (94a, b y c), coxal izquierdo y derecho (95 a y b) y vértebra lumbar (BAT-1'02-C6-x).



BAT-1'02-D3-47 Asociado a coxal (45), húmero (46), radio (48), costilla (49), vértebras cervicales (50 a y b), vértebras caudales (50 c, d y e), metápodos (51, 52, 53), falanges (1ª, 2ª y 3ª) (54, 55, 56 y 57), cárpales y fragmentos de escápula.

BAT-1'02-E6-208 i (Asociado a atlas (204), axis (205), escápula (206), hemimandíbula derecha e izquierda (207 a y b), ulna (208 d), radio izquierdo y derecho (209a y b), húmero (210), fémur (211), tibia (212A), fibula (212B), astrágalo (212C), rótula (216) y metápodos, vértebras y costillas s.s.

- **BATALLONES 3**

BAT-3'06-603

- **BATALLONES 10**

BAT-10'12-D6-160a (En conexión con radio izquierdo BAT-10'12-D6-160b y fragmento distal de húmero izquierdo BAT-10'12-D6-160c)

**DERECHAS**

- **BATALLONES 1**

B/S-2874-B/S-585 (Asociada al radio derecho B/S-2875 y al húmero izquierdo B/S-2876) (Tiene 2 siglas)

B-2544c (Asociada a la ulna izquierda B-2544d, y a los radios: izquierdo B-2544a y derecho B-2544b, diáfisis y epífisis distal)

B-2659 (Epífisis proximal)

B-2809

BAT-1'01-C6-132

BAT-1'02-E6-208 d (Asociado a atlas (204), axis (205), escápula (206), hemimandíbula derecha e izquierda (207 a y b), ulna (208 i), radio izquierdo y derecho (209a y b), húmero (210), fémur (211), tibia (212A), fibula (212B), astrágalo (212C), rótula (216) y metápodos, vértebras y costillas s.s.

BAT-1'04-D6-224

- **BATALLONES 3**

BAT-3'10-1551 (Juvenil, en dos fragmentos)

BAT-3'10-1133

- **BATALLONES 10**

BAT-10'09-G4-36

BAT-10'10-F5-13

BAT-10'11-F3-8

**METACARPIANOS**

Se han estudiado un total de **75 metacarpianos**: 14 Mc-I (11 de Batallones-1 y 3 de Batallones-3), 13 Mc-II (11 de Batallones-1 y 2 de Batallones-3), 17 Mc-III (13 de Batallones-1, 3 de Batallones-3 y 1 de Batallones-10), 11 Mc-IV (10 de Batallones-1 y 1 de Batallones-3) y 20 Mc-V (15 de Batallones-1 y 5 de Batallones-3).

**MC-I**

- **BATALLONES 1**

B/S-325

B-1583

B-1746  
 B-2122  
 B-2544 (1) (Asociado a MT, MC, 1, 2 y 3 falanges)  
 B-2990  
 B-2991  
 B-2992  
 B-3059  
 BAT-1'01-C6-142  
 BAT-1'01-D5-92  
     -   **BATALLONES 3**  
 BAT-3'06 s/n (Asociado a MC-V)  
 BAT-3'08-881 (Juvenil)  
 BAT-3'09-1178  
     **MC-II**  
     -   **BATALLONES 1**  
 B/S-323  
 B/S-2939  
 B-1317  
 B-1361  
 B-1579  
 B-1744  
 B-2048 (2)  
 B-2252  
 B-2544 (2) (Asociado a MT, MC, 1, 2 y 3 falanges)  
 B-2995 (Epífisis proximal)  
 B-5424 (2)  
     -   **BATALLONES 3**  
 BAT-3'06-369  
 BAT-3'09-3292  
     **MC-III**  
     -   **BATALLONES 1**  
 B/S-2938  
 B-253  
 B-2048 (3)  
 B-2544 (4) (Asociado a MT, MC, 1, 2 y 3 falanges)  
 B-2949 (Epífisis proximal)  
 B-2997 (Epífisis proximal)  
 B-4042  
 B-5124  
 B-5421  
 BAT-1'01-D6-46  
 BAT-1'04-D4-384  
 BAT-1'04-C4-30

- **BATALLONES 3**

BAT-3'05-270

BAT-3'08-59

BAT-3'12-1039

- **BATALLONES 10**

BAT-10'12-F4-58

**MC-IV**

- **BATALLONES 1**

B/S-2937

B-962

B-2048 (1)

B-2177

B-2185

B-2213

B-2290

B-2544 (3) (Asociado a MT, MC, 1, 2 y 3 falanges)

B-4341

B-5069

- **BATALLONES 3**

BAT-3'05-506

**MC-V**

**BATALLONES 1**

B/S-2936

B-112

B-285

B-821

B-1124

B-1815

B-1983

B-2049

B-2544 (5) (Asociado a MT, MC, 1, 2 y 3 falanges)

B-2950 (Epífisis proximal)

B-2993

B-2994

B-5213

BAT-1'01-C6-112

BAT-1'04-E6-15

- **BATALLONES 3**

BAT-3'06 s/n (Asociado a MC-I)

BAT-3'08-389

BAT-3'10-2245

BAT-3'10-2293

BAT-3'12-300

## **ESQUELETO AXIAL - VÉRTEBRAS**

Los yacimientos del Cerro de los Batallones donde se han localizado las vértebras son: Batallones-1, Batallones-3 y Batallones-10.

### **SERIE VERTEBRAL CERVICAL**

#### **ATLAS (C1)**

Se han estudiado un total de 13 atlas.

Los yacimientos del Cerro de los Batallones donde se han localizado los atlas son: Batallones-1 (9), Batallones-3 (3) y Batallones-10 (1).

#### **- BATALLONES 1**

B-539

B-1810

B-2074 (41)

B-2587

B-2810

B-5462 (Bloque esqueleto, en conexión con cráneo (5460), hemimandíbula (5461), axis (5463), escápulas (5464 y 5465), húmeros (5466 y 5467), vertebras (5468-5481) costillas (5482-5497) y rótula (5498) (En conexión BLOQUE *Protictitherium*)

BAT-1'02 E6-204. Asociado a axis (205), escápula (206), hemimandíbula derecha e izquierda (207 a y b), ulnas izquierda y derecha (208 i y d), radio izquierdo y derecho (209a y b), húmero (210), fémur (211), tibia (212A), fibula (212B), astrágalo (212C), rótula (216) y metápodos, vértebras y costillas sin s.s.

BAT-1'04-C7-30

BAT-1'04-E6-D6 b

#### **- BATALLONES 3**

BAT-3'10-220

BAT-3'13-1112

BAT-3'13-1313

#### **- BATALLONES 10**

BAT-10'12-F4-56

#### **AXIS (C2)**

Se han estudiado un total de 6 axis.

Los yacimientos del Cerro de los Batallones donde se han localizado los axis son: Batallones-1 (5) y Batallones-3 (1).

#### **- BATALLONES 1**

B-2242 (1)

B-2544. En conexión con vértebras.

B-3519 (4) Asociada a vértebra cervical (3) y fragmentos de vértebras (B-3519 (del 8 al 15)).

B-5463 (Bloque esqueleto, en conexión con cráneo (5460), hemimandíbula (5461), atlas (5462), escápulas (5464 y 5465), húmeros (5466 y 5467), vertebras (5468-5481) costillas (5482-5497) y rótula (5498) (En conexión BLOQUE *Protictitherium*).

BAT-1'02 E6-205. Asociado a atlas (204), axis (205), escápula (206), hemimandíbula derecha e izquierda (207 a y b), ulnas izquierda y derecha (208 i y d), radio izquierdo y derecho (209a y b), húmero (210), fémur (211), tibia (212A), fíbula (212B), astrágalo (212C), rótula (216) y metápodos, vértebras y costillas sin s.s.

- **BATALLONES 3**

BAT-3'11-793

**VÉRTEBRAS CERVICALES (5 VÉRTEBRAS: C3-C4-C5-C6-C7)**

Se han estudiado un total de 28 vértebras cervicales.

Los yacimientos del Cerro de los Batallones donde se han localizado los axis son: Batallones-1 (19), Batallones-3 (4) Batallones-10 (5).

- **BATALLONES 1**

B-2544 (a, b, c, d, e) 5 vértebras cervicales en conexión anatómica (C3-C4-C5-C6-C7)

B-3519 (3) Asociada a axis B-3519 (4) y fragmentos de vértebras (B-3519 (del 8 al 15)).

B-3519 (3) y B-3522 (a, b, c) 4 vértebras cervicales en conexión anatómica (C4-C5-C6-C7)

B-5468-B-5469-B-5470-B-5471-B-5472 5 vértebras cervicales en conexión anatómica (C3-C4-C5-C6-C7). (Bloque esqueleto en conexión anatómica con cráneo (5460), hemimandíbula (5461), atlas (5462), axis (5463), escápulas (5464 y 5465), húmeros (5466 y 5467), vertebras (5473-5481) costillas (5482-5497) y rótula (5498). (En conexión BLOQUE *Protictitherium*)

BAT-1'02-D3-50 a y b. Asociado a coxal (45), húmero (46), ulna (47), radio (48), costilla (49), vértebras caudales (50 c, d y e), metápodos (51, 52, 53), falanges (1ª, 2ª y 3ª) (54, 55, 56 y 57), cárpales y fragmentos de escápula.

BAT-1'02-E6-227, 228

BAT-1'06-E4-120 b. Asociadas a vértebras lumbares (1, 2, 3, 4, 5)

- **BATALLONES 3**

BAT-3'11-(a, b, c, d)- 4 vértebras cervicales en conexión anatómica (C3-C4-C5-C7), asociadas a vértebras lumbares en conexión anatómica BAT-3'11-k-l (L1-L2).

- **BATALLONES 10**

BAT-10'12-D6-137 y 138 (a, b) 3 Vértebras cervicales en conexión anatómica

BAT-10'12-D6-146 (C3)

BAT-10'13-F3-39

**SERIE VERTEBRAL TORÁCICA (13 VÉRTEBRAS)**

Se han estudiado un total de 51 vértebras torácicas.

Los yacimientos del Cerro de los Batallones donde se han localizado las vértebras torácicas son: Batallones-1 (28), Batallones-3 (9) Batallones-10 (14).

- **BATALLONES 1**

B-281

B-1717

B-2030

B-2200

B-2544 (f, g, h, i, j y k). 6 Vértebras torácicas en conexión anatómica.

B-5473 B-5474- B-5475- B-5476- B-5477- B-5478- B-5479- B-5480- B-5481 9 vértebras torácicas en conexión anatómica. (Bloque esqueleto en conexión anatómica con cráneo (5460), hemimandíbula (5461), atlas (5462), axis (5463), escápulas (5464 y 5465), húmeros (5466 y 5467), vertebras cervicales (5468-5472), costillas (5482-5497) y rótula (5498). (En conexión BLOQUE *Protictitherium*)

BAT-1'02-D3-50 (f y g). 2 vértebras en conexión anatómica.

BAT-1'03-D5-102, BAT-1'03-D5-103 y BAT-1'03-D5-104. 3 Vértebras en conexión anatómica.

BAT-1'05-F4-50

BAT-1'06-E4-120 (c y d)

BAT-1'07-E3-32

- **BATALLONES 3**

BAT-3'06-295

BAT-1'07-E3-32

BAT-3'11- BAT-3'11-BAT-3'11 (e, f, g y h). 9 vértebras en conexión anatómica

BAT-3'08-596

BAT-3'08-598

- **BATALLONES 10**

BAT-10'13-D5-46-47-48-102-103-104-105-106-107-108-109-110 y BAT-10'12-D6-50. 13 Vértebras torácicas en conexión anatómica. Asociadas a vértebras lumbares (D5-52-111-112-113-114-115-116), vértebras caudales (D5-118-119-120-50-51-52-53-54-55-56-57-58-59), sacro (117), coxales (D5-121 y D5-122), escápulas (D6-49 y D6-50), tibia (D5-123), fíbula (D5-124), fémures (D5-53 y D5-125), húmeros (D5-126 y D5-127), astrágalo (D5-128), calcáneo (D5-129) y rótula (D5-130). Bloque *Protictitherium* BAT-10'13.

BAT-10'12-F4-51

**SERIE VERTEBRAL LUMBAR (7)**

Se han estudiado un total de 22 vértebras lumbares.

Los yacimientos del Cerro de los Batallones donde se han localizado las vértebras torácicas son: Batallones-1 (12), Batallones-3 (3) Batallones-10 (7).

- **BATALLONES 1**

B-471 (c y b) L1 y L2 Vértebras lumbares asociadas.

B-582 (a, b y c). Vértebras lumbares asociadas.

B-2544 12. Vértebra lumbar en conexión anatómica con vértebras cervicales en conexión anatómica B-2544 (a, b, c, d, e) (C3-C4-C5-C6-C7), B-3519 (3) Asociada a axis B-3519 (4) y fragmentos de vértebras (B-3519 (del 8 al 15)).

BAT-1'2002-C6-X

BAT-1'06-E4-120 (1, 2, 3, 4, 5) Asociadas a vértebras

- **BATALLONES 3**

BAT-3'08-890

BAT-3'11-k y l- Vértebras lumbares en conexión anatómica (L1-L2), asociadas a vértebras cervicales en conexión anatómica BAT-3'11-(a, b, c, d) (C3-C4-C5-C7)

- **BATALLONES 10**

BAT-10'13-D5--52-111-112-113-114-115-116), 7 vértebras lumbares en conexión anatómica. Asociadas a vértebras torácicas (46-47-48-102-103-104-105-106-107-108-109-110-51), vértebras caudales (D5-118-119-120-50-51-52-53-54-55-56-57-58-59), sacro (117), coxales (D5-121 y D5-122), escápulas (D6-49 y D6-50), tibia (D5-123), fíbula (D5-124), fémures (D5-53 y D5-125), húmeros (D5-126 y D5-127), astrágalo (D5-128), calcáneo (D5-129) y rótula (D5-130). Bloque *Protictitherium* BAT-10'13.

**VÉRTEBRAS SACRAS: SACRO (3)**

Se han estudiado un total de 5 sacros.

Los yacimientos del Cerro de los Batallones donde se han localizado los sacros son: Batallones-1 (2), Batallones-3 (2) y Batallones-10 (1).

- **BATALLONES 1**

B-2854c (En conexión anatómica con coxal izquierdo (B-2854a) y derecho (B-2854b)  
BAT-1'02-C6-X. (Asociado a fémur (92), ulna (93), metápodos (94a, b y c), coxal izquierdo (95a) y coxal derecho (95b)

- **BATALLONES 3**

BAT-3'08-1092

BAT-3'12-1467

- **BATALLONES 10**

BAT-10'13-D5-117. En conexión anatómica. Asociado a vértebras torácicas (46-47-48-102-103-104-105-106-107-108-109-110-51), vértebras lumbares (D5-52-111-112-113-114-115-116), vértebras caudales (D5-118-119-120-50-51-52-53-54-55-56-57-58-59), coxales (D5-121 y D5-122), escápulas (D6-49 y D6-50), tibia (D5-123), fíbula (D5-124), fémures (D5-53 y D5-125), húmeros (D5-126 y D5-127), astrágalo (D5-128), calcáneo (D5-129) y rótula (D5-130). Bloque *Protictitherium* BAT-10'13

**VÉRTEBRAS CAUDALES**

Se han estudiado un total de 40 vértebras caudales.

Los yacimientos del Cerro de los Batallones donde se han localizado las vértebras caudales son: Batallones-1 (24), Batallones-3 (1) y Batallones-10 (15).

- **BATALLONES 1**

B-2915

B-3521 (9, 8, 7, 5, 4, 6 y 3) Asociadas.

B-4681

B-5257 (1, 2 y 3) Asociadas.

BAT-1'02-D3-50 c, d y e. Asociado a coxal (45), húmero (46), ulna (47), radio (48), costilla (49), vértebras cervicales (50 a y b), metápodos (51, 52, 53), falanges (1ª, 2ª y 3ª) (54, 55, 56 y 57), cárpales y fragmentos de escápulas.

BAT-1'02-E6-229 (a y b), 230 (a y b), 231 (a, b y c)

BAT-1'03-D5-176

BAT-1'03-E4-79

- **BATALLONES 3**

BAT-3'08-1087

- **BATALLONES 10**

BAT-10'13-D5-119-118-120-52-51-54-50-49-55-57-56-58-59. 13 vértebras caudales en conexión anatómica. Asociadas vértebras torácicas, (46-47-48-102-103-104-105-106-107-108-109-110-51), vértebras lumbares (D5-52-111-112-113-114-115-116), sacro (117), coxales (D5-121 y D5-122), escápulas (D6-49 y D6-50), tibia (D5-123), fíbula (D5-124), fémures (D5-53 y D5-125), húmeros (D5-126 y D5-127), astrágalo (D5-128), calcáneo (D5-129) y rótula (D5-130).

Bloque *Protictitherium* BAT-10'13

BAT-10'13-D9-80

BAT-10'14-G5-63

**COXALES**

Se han estudiado un total de **18 coxales**: 10 izquierdos y 8 derechos.

Los yacimientos del Cerro de los Batallones donde se han localizado los coxales son: Batallones-1 (8 izquierdos y 7 derechos), Batallones-3 (1 izquierdo) y Batallones-10 (1 izquierdo y 1 derecho).

**IZQUIERDOS**

- **BATALLONES 1**

B/S-572 (Acetábulo)

B-53 (5) (Posiblemente mismo individuo y asociado al coxal derecho B-53 (6)

B/834/16

B-2854a (En conexión anatómica con coxal derecho B-2854b y sacro)

B-5255-2e Asociada a coxal derecho B-5255-2d

BAT-1'02-C6-95a (Asociado a fémur (92), ulna (93), metápodos (94a, b y c), coxal derecho (95b) y vértebra lumbar (BAT-1'02-C6-x).

BAT-1'02-D3-45 (Asociado a húmero (46), ulna (47), radio (48), costilla (49), vértebra (50), metápodos (51, 52, 53), falanges (1ª, 2ª y 3ª) (54, 55, 56 y 57), carpales, escápula fragmentadas y vértebras s.s.

BAT-1'04-E5-100

- **BATALLONES 3**

BAT-3'11-501

- **BATALLONES 10**

BAT-10'13-D5-122. En conexión anatómica. Asociado a vértebras torácicas (46-47-48-102-103-104-105-106-107-108-109-110-51), vértebras lumbares (D5-52-111-112-113-114-115-116), sacro (117), vértebras caudales (D5-118-119-120-50-51-52-53-54-55-56-57-58-59), coxal (D5-121), escápulas (D6-49 y D6-50), tibia (D5-123), fíbula (D5-124), fémures (D5-53 y D5-125), húmeros (D5-126 y D5-127), astrágalo (D5-128), calcáneo (D5-129) y rótula (D5-130). Bloque *Protictitherium* BAT-10'13

**DERECHOS**

- **BATALLONES 1**

B-53 (6) (Posiblemente mismo individuo y asociado al coxal izquierdo B-53 (5).

B-655



B-2854b (En conexión anatómica con coxal derecho B-2854a y sacro)

B-5255-2d Asociada a coxal izquierdo B-5255-2e

BAT-1'02-C6-95b (Asociado a fémur (92), ulna (93), metápodos (94a, b y c), coxal izquierdo (95a) y vértebra lumbar (BAT-1'02-C6-x).

BAT-1'02-D5-86

BAT-1'04-47

**- BATALLONES 10**

BAT-10'13-D5-121. En conexión anatómica. Asociado a vértebras torácicas (46-47-48-102-103-104-105-106-107-108-109-110-51), vértebras lumbares (D5-52-111-112-113-114-115-116), sacro (117), vértebras caudales (D5-118-119-120-50-51-52-53-54-55-56-57-58-59), coxal (D5-122), escápulas (D6-49 y D6-50), tibia (D5-123), fíbula (D5-124), fémures (D5-53 y D5-125), húmeros (D5-126 y D5-127), astrágalo (D5-128), calcáneo (D5-129) y rótula (D5-130). Bloque *Protictitherium* BAT-10'13

**FÉMURES**

Se han estudiado un total de 33 fémures: 17 izquierdos, 16 derechos, y 4 cabezas femorales.

Los yacimientos del Cerro de los Batallones donde se han localizado los fémures son: Batallones-1 (11 izquierdos y 8 derechos), Batallones-3 (3 izquierdos y 6 derechos) y Batallones 10 (3 izquierdos y 2 derechos)

**IZQUIERDOS**

**- BATALLONES 1**

B-95(3)

B-161

B-2168

B-2604

B-3139

BAT-1'01-D5-101

BAT-1'02-C6-92 (Asociado a ulna (93), metápodos (94a, b y c), coxal izquierdo y derecho (95 a y b) y vértebra lumbar (BAT-1'02-C6-x).

BAT-1'02-E6-211 (Asociado a atlas (204), axis (205), escápula (206), hemimandíbula derecha e izquierda (207 a y b), ulnas izquierda y derecha (208 i y d), radio izquierdo y derecho (209a y b), húmero (210), tibia (212A), fíbula (212B), astrágalo (212C), rótula (216) y metápodos, vértebras y costillas sin s.s.

BAT-1'03-D5-81a

BAT-1'04-E6-D6 a

BAT-2935. (Epífisis distal)

**- BATALLONES 3**

BAT-3'06-165 (Muy fragmentado y deteriorado)

BAT-3'08-969

BAT-3'09-1238

**- BATALLONES 10**

BAT-10'07-D5-72 (Epífisis distal)

BAT-10'13-D5-125. En conexión anatómica. Asociado a vértebras torácicas (46-47-48-102-103-104-105-106-107-108-109-110-51), vértebras lumbares (D5-52-111-112-113-114-115-116), sacro (117), vértebras caudales (D5-118-119-120-50-51-52-53-54-55-56-57-58-59), coxales (D5-121 y D5-122), escápulas (D6-49 y D6-50), tibia (D5-123), fibula (D5-124), fémur (D5-53), húmeros (D5-126 y D5-127), astrágalo (D5-128), calcáneo (D5-129) y rótula (D5-130). Bloque *Protictitherium* BAT-10'13.

BAT-10'13-F4-22

#### **DERECHOS**

##### **BATALLONES 1**

B-94

B-1715

B-2053 (Epífisis distal y diáfisis)

B-2808

B-5257-2

BAT-1'01-E7-3

BAT-1'04-C4-26

BAT-1'05-E4-205

##### **- BATALLONES 3**

BAT-3'06-156

BAT-3'10-669

BAT-3'11-1519 (Epífisis distal juvenil)

BAT-3'12-623

BAT-3'12-2773 (Fragmento epífisis distal y algo de la proximal)

BAT-3'13-2055

##### **- BATALLONES 10**

BAT-10'13-D5-53. En conexión anatómica. Asociado a vértebras torácicas (46-47-48-102-103-104-105-106-107-108-109-110-51), vértebras lumbares (D5-52-111-112-113-114-115-116), sacro (117), vértebras caudales (D5-118-119-120-50-51-52-53-54-55-56-57-58-59), coxales (D5-121 y D5-122), escápulas (D6-49 y D6-50), tibia (D5-123), fibula (D5-124), fémur (D5-125), húmeros (D5-126 y D5-127), astrágalo (D5-128), calcáneo (D5-129) y rótula (D5-130). Bloque *Protictitherium* BAT-10'13

BAT-10'14-E2-9 Asociada a tibia (7) y fibula (8)

#### **CABEZAS FEMORALES**

B-2933

B-2934

B-3522 (Material asociado a rótula (3519 (2)), húmero (3520), calcáneo y astrágalo (3523 1 y 2), tarsales (B-3523 3, 4, 5, 6,7 y 8) y MT-II, III, IV y V (B-3524 1, 2, 3 y 4)

B-4713

#### **ROTULAS**

Se han estudiado un total de **16 rótulas**. Las rótulas se han localizado en los yacimientos de Batallones-1 (12), Batallones-3 (3) y Batallones-10 (1).

- **BATALLONES 1**

B-1288

B-2198

B-2969

B-2970

B-3519 (2)

B-3519 (2) (Material asociado a húmero (3520), cabeza fémur (3522), calcáneo y astrágalo (3523 (1 y 2)), tarsales (B-3523 (3, 4, 5, 6,7 y 8)) y MT-II, III, IV y V (B-3524 (1, 2, 3 y 4))

B-5285 (1) (Material asociado a astrágalo (B-5285 (2)), calcáneo (B-5281), MT-IV y V, falanges y tarsales)

B-5498 (Bloque esqueleto, en conexión con cráneo (5460), hemimandíbula (5461), atlas (5462), axis (5463), escápulas (5464 y 5465), húmeros (5466 y 5467), vertebras (5468-5481) y costillas (5482-5497).

BAT-1'02-E6-216 (Asociado a atlas (204), axis (205), escápula (206), hemimandíbula derecha e izquierda (207 a y b), ulnas izquierda y derecha (208 i y d), radio izquierdo y derecho (209a y b), húmero (210), fémur (211), tibia (212A), fibula (212B), astrágalo (212C), y metápodos, vértebras y costillas sin s.s.

BAT-1'04-D4-395

BAT-1'04-D6-68

BAT-1'04-D6-151

BAT-1'04-E5-89

- **BATALLONES 3**

BAT-3'08-645

BAT-3'12-773

BAT-3'12-1064

- **BATALLONES 10**

BAT-10'13-D5-130. En conexión anatómica. Asociado a vértebras torácicas (46-47-48-102-103-104-105-106-107-108-109-110-51), vértebras lumbares (D5-52-111-112-113-114-115-116), sacro (117), vértebras caudales (D5-118-119-120-50-51-52-53-54-55-56-57-58-59), coxales (D5-121 y D5-122), escápulas (D6-49 y D6-50), tibia (D5-123), fibula (D5-124), fémures (D5-53 y D5-125), húmeros (D5-126 y D5-127), astrágalo (D5-128), calcáneo (D5-129). Bloque *Protictitherium* BAT-10'13

**TIBIAS**

Se han estudiado un total de **41 tibias**: 21 izquierdas y 20 derechas.

Las tibias se han localizado en los yacimientos de Batallones-1 (10 izquierdas y 14 derechas), Batallones-3 (3 derechas y 10 izquierdas) y Batallones 10 (1 izquierda y 3 derechas).

**IZQUIERDAS**

**BATALLONES 1**

B/S-2866 (Epífisis distal y diáfisis)

B-100

B-2159

B-2243 (1- epífisis distal y (2- epífisis proximal, 2 fragmentos)

B-2603 (1) (Asociada a la fíbula izquierda B-2603 (2))

B-2878 (Epífisis distal y diáfisis)

B-4243

BAT-5257-9

BAT-1'06-F6-74

BAT-1'07-E3-69

- **BATALLONES 3**

BAT-3'06-210

BAT-3'08-696 (Epífisis distal)

BAT-3'09-251 (Epífisis distal)

BAT-3'11-441 (Juvenil)

BAT-3'12-91 (Epífisis distal)

BAT-3'12-363 (Fragmentada, epífisis proximal y epífisis distal)

Bat-3'12-508 (Epífisis distal)

BAT-3'12-1118 (Epífisis distal)

BAT-3'12-2101 (Epífisis distal)

BAT-3'13-1162 (Epífisis proximal)

- **BATALLONES 10**

BAT-10'07-D5-24

**DERECHAS**

- **BATALLONES 1**

B/S-550 (Epífisis distal)

B-193

B-283

B-2120

B-2545 (Epífisis distal y diáfisis)

B-2807

B-2867

B-3521(1) (Epífisis distal y diáfisis)

B-4189

BAT-1'02-D6-101 (Epífisis proximal) y BAT-1'02-D6-102 (epífisis distal y diáfisis)

BAT-1'02-E6-212A (Asociado a atlas (204), axis (205), escápula (206), hemimandíbula derecha e izquierda (207 a y b), ulnas izquierda y derecha (208 i y d),), radio izquierdo y derecho (209a y b), húmero (210), fémur (211), fíbula (212B), astrágalo (212C), rótula (216) y metápodo, vértebras y costillas ss.

BAT-1'04-D6-147 (En 2 fragmentos)

BAT-1'04-D7-30

BAT-1'05-D8-31

- **BATALLONES 3**

BAT-3'10-385 (Epífisis distal)

BAT-3'11 b Asociada a escápula (BAT-3'11 a)

BAT-3'13-1917

**- BATALLONES 10**

BAT-10'13-D5-123. En conexión anatómica. Asociado a vértebras torácicas (46-47-48-102-103-104-105-106-107-108-109-110-51), vértebras lumbares (D5-52-111-112-113-114-115-116), sacro (117), vértebras caudales (D5-118-119-120-50-51-52-53-54-55-56-57-58-59), coxales (D5-121 y D5-122), escápulas (D6-49 y D6-50), fíbula (D5-124), fémures (D5-53 y D5-125), húmeros (D5-126 y D5-127), astrágalo (D5-128), calcáneo (D5-129) y rótula (D5-130). Bloque *Protictitherium* BAT-10'13

BAT-10'14-E2-7 Asociada a fíbula (8) y fémur (9)

BAT-10'14-G5-26

**FÍBULAS**

Se han estudiado un total de 24 fíbulas: 8 izquierdas y 16 derechas.

Los yacimientos del Cerro de los Batallones donde se han localizado las fíbulas son: Batallones-1 (7 izquierdas y 10 derechas), Batallones-3 (1 izquierda y 4 derechas) y Batallones-10 (2 derechas).

**IZQUIERDAS**

**- BATALLONES 1**

B-2242 (2)

B-2603 (2) (Asociada a la tibia izquierda B-2603 (1))

B-2879 (Epífisis proximal y distal, 2 fragmentos)

B-2880 (Epífisis distal)

B-5070

BAT-1'03-D4 en superficie (Epífisis distal)

BAT-1'07-E3-70 (Epífisis distal)

**- BATALLONES 3**

BAT-3'12-2946

**DERECHAS**

**- BATALLONES 1**

B-50 (Epífisis distal y diáfisis)

B-1000 (Epífisis distal)

B-1302 (Epífisis distal)

B-1716

B-2811

B-2881 (Epífisis distal)

B-5284 (Epífisis distal (2), diáfisis (1) y epífisis proximal (3), 3 fragmentos)

BAT-1'02-E6-212B (Asociado a atlas (204), axis (205), escápula (206), hemimandíbula derecha e izquierda (207 a y b), ulnas izquierda y derecha (208 i y d), radio izquierdo y derecho (209a y b), húmero (210), fémur (211), tibia (212A), astrágalo (212C), rótula (216) y metápodos, vértebras y costillas s.s.

BAT-1'03-D6-43 (Epífisis distal (a) y diáfisis (b), 2 fragmentos)

BAT-1'06-D4-111

**- BATALLONES 3**

BAT-3'05-580 (Epífisis distal (a) y diáfisis (b), 2 fragmentos)

BAT-3'08-115 (Epífisis distal)

BAT-3'11 c

BAT-3'12-282 (Fragmento)

**- BATALLONES 10**

BAT-10'13-D5-124. En conexión anatómica. Asociado a vértebras torácicas (46-47-48-102-103-104-105-106-107-108-109-110-51), vértebras lumbares (D5-52-111-112-113-114-115-116), sacro (117), vértebras caudales (D5-118-119-120-50-51-52-53-54-55-56-57-58-59), coxales (D5-121 y D5-122), escápulas (D6-49 y D6-50), tibia (D5-123), fémures (D5-53 y D5-125), húmeros (D5-126 y D5-127), astrágalo (D5-128), calcáneo (D5-129) y rótula (D5-130). Bloque *Protictitherium* BAT-10'13

BAT-10'14-E2-8 Asociada a tibia (7) y fémur (9).

**ASTRÁGALOS**

Se han estudiado un total de 36 astrágalos: 19 izquierdos y 17 derechos.

Los yacimientos del Cerro de los Batallones donde se han localizado los astrágalos son: Batallones-1 (11 izquierdos y 12 derechos), Batallones-3 (7 izquierdos y 4 derechos) y Batallones-10 (1 izquierdo y 1 derecho).

**IZQUIERDOS**

**- BATALLONES 1**

B-1842

B-2897 Asociado a calcáneo (B-2898) y fragmentos de metápodos (B-2899-B-2902)

B-2967 Asociado a calcáneo (B-2966), tarsales (B-2963, 2964, 2965) y metápodos (del B-2959 al B-2962)

B-4038

B-4230

B-5257-12b asociado a calcáneo (B-5257-12a)

BAT-1'01-C7-19

BAT-1'01-C7-32

BAT-1'03-D3-63

BAT-1'04-C4-38

BAT-1'07-F6-6

**- BATALLONES 3**

BAT-3'09-590

BAT-3'10-488

BAT-3'10-907

BAT-3'11-978

BAT-3'13 a

BAT-3'13 b

BAT-3'13 c

**- BATALLONES 10**

BAT-10'07-D5-25

## **DERECHOS**

### **- BATALLONES 1**

B/S/814

B-1858

B-2153 (2) Asociado a calcáneo B-2153 (1) y tarsales (B-2153 (3-7)

B-2244

B-2903 Material en conexión anatómica, con calcáneo (2904), metatarsianos (2905-2908) y tarsales (2909-2914)

B-2968

B-3523 (2) (Material asociado a rótula (B-3519 (2)) húmero (3520), cabeza fémur (3522), calcáneo (3523 (1)), tarsales (B-3523 (3, 4, 5, 6,7 y 8)) y MT-II, III, IV y V (B-3524 (1, 2, 3 y 4))

B-5285 (2) (Material asociado a rótula (B-5285 (1)), calcáneo (B-5281), MT-IV y V, falanges y tarsales)

BAT-1'02-E6-212C (Asociado a atlas (204), axis (205), escápula (206), hemimandíbula derecha e izquierda (207 a y b), ulnas izquierda y derecha (208 i y d),), radio izquierdo y derecho (209a y b), húmero (210), fémur (211), tibia (212A), fibula (212B), rótula (216) y metápodos, vértebras y costillas sin s.s.

BAT-1'03-D3-33

BAT-1'06-D8-24

BAT-1'07-F4-15

### **- BATALLONES 3**

BAT-3'08-143

BAT-3'08-155

BAT-3'08-677

BAT-3'12-688

### **- BATALLONES 10**

BAT-10'13-D5-128. En conexión anatómica. Asociado a vértebras torácicas (46-47-48-102-103-104-105-106-107-108-109-110-51), vértebras lumbares (D5-52-111-112-113-114-115-116), sacro (117), vértebras caudales (D5-118-119-120-50-51-52-53-54-55-56-57-58-59), coxales (D5-121 y D5-122), escápulas (D6-49 y D6-50), tibia (D5-123), fibula (D5-124), fémures (D5-53 y D5-125), húmeros (D5-126 y D5-127), calcáneo (D5-129) y rótula (D5-130). Bloque *Protictitherium* BAT-10'13.

## **CALCÁNEOS**

Se han estudiado un total de 28 calcáneos: 15 izquierdos y 13 derechos.

Los yacimientos del Cerro de los Batallones donde se han localizado los astrágalos son: Batallones-1 (10 izquierdos y 9 derechos), Batallones-3 (4 izquierdos y 3 derechos) y Batallones-10 (1 izquierdo y 1 derecho).

## **IZQUIERDOS**

### **- BATALLONES 1**

B-6

B-1056

B-2898 Asociado a astrágalo (B-2897) y fragmentos de metápodos (B-2899-B-2902)

B-2945 (Asociado a radio izquierdo (2946), metacarpiano IV ó V (2944), MC-I (2943), falange (2942), epífisis distal ulna (2941) y sesamoideo (2940)

B-2966 Asociado a astrágalo (B-2967), tarsales (B-2963, 2964, 2965) y metápodos (del B-2959 al B-2962)

B-4101

B-5136

BAT-5257-12a Asociado a astrágalo (B-5257-12b)

BAT-1'03-E5-214a Asociado a tarsales (BAT-1'03-E5-214b-f)

BAT-1'04-C4-28

**- BATALLONES 3**

BAT-3'06-385

BAT-3'08-567

BAT-3'09-138

BAT-3'10-1039

**- BATALLONES 10**

BAT-10'07-D5-26

**DERECHOS**

**- BATALLONES 1**

B/S-386

B/S-813

B-64

B-202

B-282

B-2153 (1) Asociado a astrágalo B-2153 (2) y tarsales (B-2153 (3-7)

B-2904 Material en conexión anatómica, con astrágalo (2903), metatarsianos (2905-2908) y tarsales (2909-2914)

B-3523 (1) (Material asociado a rótula (B-3519 (2)) húmero (3520), cabeza fémur (3522), astrágalo (3523 (2)), tarsales (B-3523 (3, 4, 5, 6,7 y 8)) y MT-II, III, IV y V (B-3524 (1, 2, 3 y 4))

B-5281 (Material asociado a rótula (B-5285 (1)), astrágalo B-5285 (2), MT-IV y V, falanges y tarsales)

**- BATALLONES 3**

BAT-3'08-73 (Fragmento)

BAT-3'08-679

BAT-3'12-427

**- BATALLONES 10**

BAT-10'13-D5-129. En conexión anatómica. Asociado a vértebras torácicas (46-47-48-102-103-104-105-106-107-108-109-110-51), vértebras lumbares (D5-52-111-112-113-114-115-116), sacro (117), vértebras caudales (D5-118-119-120-50-51-52-53-54-55-56-57-58-59), coxales (D5-121 y D5-122), escápulas (D6-49 y D6-50), tibia (D5-123), fíbula (D5-124), fémures (D5-53 y D5-125), húmeros (D5-126 y D5-127), astrágalo (D5-128) y rótula (D5-130). Bloque *Protictitherium* BAT-10'13.



## **METATARSIANOS**

Se han estudiado un total de 77 metatarsianos: 22 Mt-II (12 de Batallones-1 y 8 de Batallones-3), 17 Mt-III (12 de Batallones-1 y 5 de Batallones-3), 20 Mt-IV (15 de Batallones-1, 4 de Batallones-3 y 1 de Batallones-10) y 18 Mt-V (12 de Batallones-1 y 6 de Batallones-3).

### **MT-II**

#### **- BATALLONES 1**

B-455

B-1363

B-1634

B-2054

B-2076 (36)

B-2152 (1) (Material asociado a los metatarsianos B-2152 (2, 3 y 4), falanges B-2152 (5, 6 y 7) y sesamoideos s.s.)

B-2526 (5) (Asociado a fragmento MT y falanges)

B-2544 (6) (Asociado a MT, MC, 1, 2 y 3 falanges)

B-2857 (Asociado al tarso en conexión: Tarsales (s.s.) astrágalo (B-2852), calcáneo (B-2853), metatarsianos (B-2854, B-2855, B-2856) y falanges (B-2859, s.s.)

B-2905

B-2951 (Asociado a MT-III (B-2952) y IV (B-2953))

B-2954 (Asociado a MT-III (B-2955) y IV (B-2956))

B-2996 (Epífisis proximal)

#### **- BATALLONES 3**

BAT-3'06-555

BAT-3'08-242

BAT-3'09-1208

BAT-3'10-39

BAT-3'10-191

BAT-3'11-367

BAT-3'12-654

BAT-3'12-833

#### **- BATALLONES 10**

BAT-10'10-F5-14

BAT-10'08-G4-21

### **MT-III**

#### **- BATALLONES 1**

B-239

B-1314

B-2152 (3) (Material asociado a los metatarsianos B-2152 (1, 2 y 4), falanges B-2152 (5, 6 y 7) y sesamoideos s.s.)

B-2544 (7) (Asociado a MT, MC, 1, 2 y 3 falanges)

B-2856 (Asociado al tarso en conexión: Tarsales (s.s.) astrágalo (B-2852), calcáneo (B-2853), metatarsianos (B-2854, B-2855, B-2857) y falanges (B-2859, s.s.)

B-2906

B-2952 (Asociado a MT-II (B-2951) y IV (B-2953))

B-2955 (Asociado a MT-II (B-2954) y IV (B-2956))

B-2998

BAT-1'03-E4-27

BAT-1'03-E5-58

BAT-1'07-E5-9

- **BATALLONES 3**

BAT-3'06-398

BAT-3'08-397 (Fragmento proximal)

BAT-3'08-693

BAT-3'11-979

BAT-3'13-57

**MT-IV**

- **BATALLONES 1**

B-180

B-644

B-1198

B-1765

B-1868

B-2152 (2) (Material asociado a los metatarsianos B-2152 (1, 3 y 4), falanges B-2152 (5, 6 y 7) y sesamoideos s.s.)

B-2223(2)

B-2525 (30) (Asociado a falanges B-2525 (31, 32, 33 y 34)

B-2855 (Asociado al tarso en conexión: Tarsales (s.s.) astrágalo (B-2852), calcáneo (B-2853), metatarsianos (B-2854, B-2856, B-2857) y falanges (B-2859, s.s.)

B-2907

B-2953 (Asociado a MT-II (B-2951) y III (B-2952))

B-2956 (Asociado a MT-II (B-2954) y III (B-2955))

B-3078

BAT-1'02-D4-182

BAT-1'02-D6-31

BAT-1'07-E3-80

- **BATALLONES 3**

BAT-3'08-512 (Fragmento proximal)

BAT-3'11-61 (Fragmento proximal)

BAT-3'11-479

BAT-3'12-245 (Superficie)

- **BATALLONES 10**

BAT-10'12-D4-1

**MT-V**

- **BATALLONES 1**

B-354

B-730

B-1037

B-1692

B-1924

B-2152 (4) (Material asociado a los metatarsianos B-2152 (1, 2 y 3), falanges B-2152 (5, 6 y 7) y sesamoideos s.s.)

B-2544 (8) (Epífisis proximal, asociado a MT, MC, 1, 2 y 3 falanges)

B-2854 (Asociado al tarso en conexión: Tarsales (s.s.) astrágalo (B-2852), calcáneo (B-2853), metatarsianos (B-2855, B-2856, B-2857) y falanges (B-2859, s.s.)

B-2908

B-3274

B-4998

BAT-1'02-D5-110

- **BATALLONES 3**

BAT-3'06-536

BAT-3'08-404

BAT-3'08-438b (Fragmento proximal)

BAT-3'08-511 (Juvenil)

BAT-3'09-697

BAT-3'09-1413 (Epífisis proximal y diáfisis, juvenil)



Figura 4.15. Bloque con parte del esqueleto postcraneal y cráneo-mandibular de *Protictitherium crassum* hallado en el yacimiento de Batallones-1: Cráneo (B-5460), hemimandíbula (5461), atlas (5462), axis (5463), escápulas (5464 y 5465), húmeros (5466 y 5467), vertebras (5468-5481) costillas (5482-5497) y rótula (5498).

#### 4.3. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barone, R. 2010a.** *Anatomie comparée des mammifères domestiques, Tome 1, Ostéologie*. Éditions, Vigot, Paris: 761 pp.
- Barone, R. 2010b.** *Anatomie comparée des mammifères domestiques, Tome 2, Arthrologie et Myologie*. Vigot, Paris: 1021 pp.
- Crusafont y Truyols, 1957.** Estudios masterométricos en la evolución de los Fisípedos. I. Los módulos angulares alfa y beta. II. Los parámetros lineales P, C y T. *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, 68: 89-224. Madrid.
- Evans, H.E. 1993.** *Miller's anatomy of the dog*. Philadelphia: W. b. Saunders Co.: 1113 pp.
- Ginsburg, L. 1999.** The Miocene Land Mammals of Europe: 109-148.
- International Committee on Veterinary gross Anatomical nomenclature. 2005.** *Nomina Anatomica Veterinaria*. Editorial Committee of the iCVgAn, Hannover, Columbia, gent, Sapporo, 190 pp.





*Mandíbula de Protictitherium crassum en el yacimiento de Batallones 1*

## **ANTECEDENTES Y ESTADO ACTUAL DEL GÉNERO *PROTICTITHERIUM***







(\*) Hay que señalar que la fecha de publicación de este primer trabajo de Filhol, M. H., (1881/1883) es confusa, ya que existen dos documentos iguales con diferentes fechas de publicación. Probablemente la primera de ellas se trate de una galerada, es decir, de una prueba de impresión, y por tanto, la publicación definitiva y correcta sería la del año 1883. En la figura 5.2 se puede observar las portadas de ambas publicaciones del mismo estudio con diferentes fechas de publicación.



Figura 5.2. Portadas de la publicación de Filhol, M. H. A: 1881 y B: 1883.

Depéret en 1887 cita el trabajo realizado por Filhol (1883) sobre *Herpestes crassus* de La Grive Saint-Alban y, en 1892, describe y figura dos fragmentos de hemimandíbulas y un P4 que asigna a la mencionada especie. Una de las mandíbulas descritas presenta p3-p2, alveolo del p1 y canino, y la otra mandíbula tiene un p4-m1 y alveolo del m2, como se observa en la publicación Mammifères miocènes de Saint-Alban (Isère) et de quelques autres localités du bassin du Rhone, y lo figura en la lámina 1. Fig.14, 15, 16 y 17 (Figura 5.3). Este autor propone el género *Progenetta* en 1892, al describir un fragmento de mandíbula del yacimiento de La Grive Saint-Alban como un "gran vivérrido del tamaño de una pequeña pantera" y lo denomina *Progenetta incerta* ya que asume que son idénticos a los restos de *Mustela incerta* del yacimiento de Sansan.

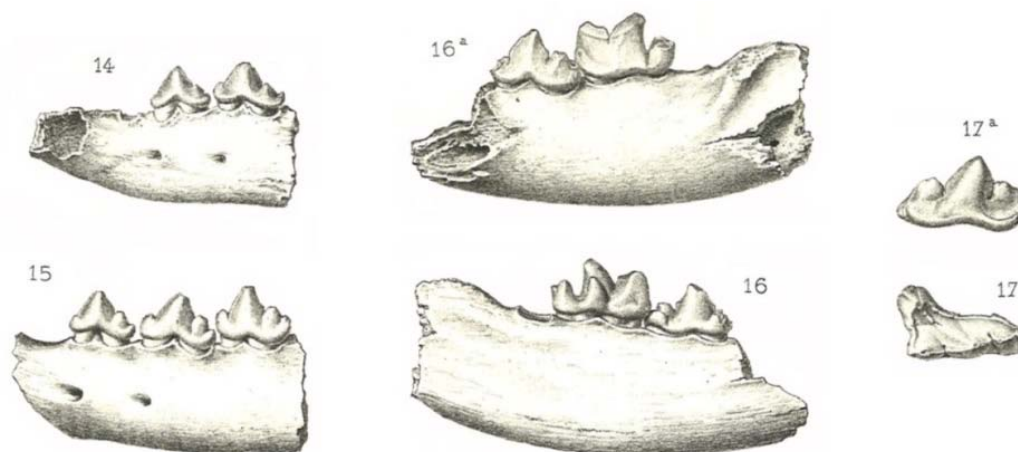


Figura 5.3. Fragmentos de hemimandíbulas y un P4 de *Herpestes crassus*, estudiados y figurados Depéret, C. (1892) (Obtenido de la lámina original del trabajo sobre La faune des Mammifères miocènes de la Grive Saint-Alban et de quelques autres localités du bassin du Rhone. Documents nouveaux et revision générale. Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon, tomo V: 1-95.

En 1903 Forsyth Major revisa de nuevo el material fósil del yacimiento de la Grive Saint-Alban y, junto al descrito por Gaillard (1899), utiliza el mismo nombre genérico de *Progenetta* e incluye a tres especies: *P. gaillardi*, *P. certa* y *P. crassa*.

El género *Protictitherium* fue creado por Kretzoi en 1938 para denominar al *Herpestes crassus* del yacimiento de La Grive Saint-Alban (Arch. Mus. Lyon, t. III, Pl. IV, fig.10-11). Este autor identifica a *Protictitherium* como un hiénido muy primitivo y de pequeño tamaño, caracterizado por tener en el P4 un fuerte protocono, un metacónido alto y fuerte y un talónido con cúspides altas. El m1 presenta un talónido relativamente corto. Kretzoi incluye también en este género a *P. csákvárense* de las Faunas de *Hipparion* de Csákvár en Hungría, que describe con un protocono pequeño en el P4 y cúspides más altas en el m1, sin embargo esta especie es dudosa y, según Werdelin y Solounias (1991), está mal caracterizada.

Durante mucho tiempo, numerosos autores consideraron a este género *Protictitherium* como sinonimia de *Progenetta* (Gaillard, 1899; Viret, 1951; Mein, 1958; Crusafont Pairó, 1964; Crusafont Pairó y Petter, 1969). Sin embargo, otros muchos creyeron que era acertada la creación del nuevo género *Protictitherium* por parte de Kretzoi (Kurten, 1976; Ginsburg *et al.*, 1981; Schmidt-Kittler, 1976; Koufos, 1980, Werdelin y Solounias, 1991).

En 1951 Viret revisa los carnívoros fósiles de La Grive Saint-Alban y Saint Vallier manteniendo el mismo nombre genérico de *Progenetta* y crea las nuevas especies *Progenetta crassa*, *Progenetta gaillardi* y *Progenetta* aff. *Montadai*. Esta última había sido asignada a *P. certa*.

En 1965 Ozansoy crea una nueva especie, *Ictitherium arambourgi*, a partir de una hemimandíbula izquierda del yacimiento de Yassiören (Turquía). Sin embargo, Schmidt-Kittler (1976) cree que es una sinonimia de *Protictitherium crassum*, debido a las semejanzas morfológicas y a las medidas detalladas de la mandíbula de ese yacimiento. Por su parte, Werdelin y Solounias (1991) mantienen el nombre del género *Protictitherium* para esta especie pero prefieren mantener el nombre de Ozansoy.

Crusafont Pairó y Petter, en 1969, describen 2 formas: *Progenetta gaillardi* en los yacimientos de Hostalests de Pierola, Arroyo del Val y Can Ponsic y *Progenetta crassa* en los yacimientos de Can Llobateres I y II (forma A y B), todos ellos españoles. También crea *P. crassa llopisi* en el yacimiento de Can Bayona.

Schmidt-Kittler, en 1976, incluye dos nuevas especies en este género: *Protictitherium intermedium* (pp. 66-70, Figs. 60-65, Pl. 3:1) y *Protictitherium cingulatum* (pp. 74-78, Figs. 76-82, Pl. 2:1). *Protictitherium intermedium* fue descrita por este autor en la localidad tipo de Çandır y Paçalar (Turquía). En su estudio define a esta especie con afinidades tanto con *Plioviverrops gervaisi* como con *P. crassum*. Así, la diferencia de la primera por poseer en el talónido un entocónido tan alto como el metacónido y éste retrasado con respecto al protocónido. El paracónido también es diferente, siendo mucho más vertical (Todas estas características son diagnósticas del género *Protictitherium*).

*Protictitherium intermedium* se diferencia de *Protictitherium crassum* por un mayor desarrollo del talónido en el m1 y por un mayor m2 (esto lo aproximan más a *Ictitherium aguirrei*). *Protictitherium crassum* tiene una posición más retrasada del metacónido en el m1 y un ángulo alfa más bajo. Según Soria (1979), *Protictitherium intermedium* parece representar al estadio más primitivo dentro de *Protictitherium* y, posiblemente, del que derivan el resto de las especies del género.

*Protictitherium cingulatum* identificada en el yacimiento de Yeni Eskisihar (Turquía). Según Schmidt-Kittler presenta algunas analogías con *P. crassum*, aunque también tiene diferencias considerables, como el fuerte desarrollo de los cíngulos basales. La presencia de estos fuertes cíngulos basales no es corriente en los hiénidos, aunque si se presentan en algunos miembros del género *Plioviverrops*. Según Soria (1979) es un carácter derivado de molares con cíngulos más suaves y considera a *Protictitherium cingulatum* como forma derivada de *Protictitherium crassum*.

Schmidt-Kittler (1976) además traslada finalmente el nombre del género de *Protictitherium gaillardi* a los ejemplares descritos como *Progenetta gaillardi* por Forsyth Major, 1903.

Otras especies afines a *Protictitherium* son *Tungurictis punicum* (Bled ed Douarah, Túnez, MN 9) y *Tungurictis spocki* (Tung Gur, Mongolia, MN 7/8).

Kurten, en 1976, asigna a *Tungurictis punicum* material fósil del yacimiento de Bled Douarah, Túnez). Werdelin y Solounias (1991) creen que hay fuertes razones para dudar de la asignación de esta especie a *Tungurictis* y hacen una revisión de los caracteres morfológicos de la dentición, comparando con *Tungurictis spocki*, *Herpestides antiquus* y *Protictitherium* sp. La conclusión a la que llegan es que *T. spocki* tiene un número de autopomorfías que no comparte con *P. punicum* y que, sin embargo, tiene caracteres derivados que comparte con especies asignadas a *Protictitherium*, por lo que tendría más afinidades con este taxón que con *Tungurictis*. Dentro de *Protictitherium* lo relacionan con *P. cingulatum*, pero el material es insuficiente para realizar una comparativa más precisa.

Hunt y Solounias (1991) sugieren sinonimias entre *Tungurictis* y *Protictitherium*, pero Werdelin y Solounias (1991) demuestran que la comparación de la dentición probablemente es incorrecta y que el material de Túnez pertenece a *Protictitherium*. La relación que existe entre las especies de Túnez y los otros miembros del género es poco clara (Werdelin y Turner, 1996).

En cuanto a las especies asignadas a este género, como se ha podido comprobar en lo anteriormente mencionado, existe una gran confusión. A continuación se detalla un resumen de las especies descritas hasta la fecha (Werdelin y Solounias, 1991; Turner *et al.*, 2008, Koufos, 2011a y b).

### ***Protictitherium crassum* FILHOL, 1883**

La localidad tipo es el yacimiento de La Grive Saint-Alban, Francia, de edad Astaraciense superior (MN 7/8). El material tipo es un P4 y dos fragmentos de mandíbulas descrito y figurado por Depéret (1892: p. 31; pl. 1, figs. 14-17). Como ya se ha señalado anteriormente esta especie fue descrita bajo el nombre *Herpestes crassus* (Depéret, 1892). Es un *Protictitherium* de gran tamaño, con premolares inferiores molarizados especialmente el p4, así como m1 corto y ancho con grandes caninos, así como talónido separado y de alto entoconido (Koufos, 2000, 2009).

### ***Protictitherium gaillardi* MAJOR, 1903**

La localidad tipo es el yacimiento de La Grive Saint-Alban, Francia, Astaraciense superior, MN 7/8, mismo yacimiento que para *Protictitherium crassum*. El Holotipo es un maxilar y una mandíbula asociada, descrita y figurada por Gaillard (1899: p. 60; pl. II, figs. 1,3). Como ya se ha comentado fue descrito erróneamente como *Herpestes crassus* por Gaillard (1899), luego Forsyth Major (1903) se refirió a *Progenetta gaillardi* y finalmente fue trasladado a *Protictitherium gaillardi* por Schmidt-Kittler (1976).

Esta especie es muy similar en la mayoría de los caracteres a *Protictitherium crassum*, aunque para algunos autores significativamente menor (Crusafont y Petter, 1969, Petter, 1976). Según Werdelin y Solounias (1991) es muy probable que el *P. aff. gaillardi* de Paçalar de Turquía descrito por Schmidt-Kittler (1976) pertenezca realmente a esta especie. Aunque

las diferencias de este material y el material de tipo de La Grive justifica la cautela mostrada por Schmidt- Kittler (Werdelin and Solounias, 1991). Esta diferencia de la talla entre *P. crassum* y *P. gaillardi* ha dificultado la asignación de los restos fósiles a una u otra especie, ya que además la diferencia de talla entre ellas es mínima.

Esta especie fue descrita en los yacimientos españoles de Arroyo del Val, Can Llobateras, Can Ponsic, Castell de Barbera, Hostalets de Pierola y Paracuellos de Jarama y también en Paçalar (Turquía), aunque con dudas. Soria (1979) como resultado de la revisión sistemática que realiza sobre los hiénidos fósiles de España lo atribuye a *Protictitherium crassum*. Muchos autores continúan citando y comparando y *P. gaillardi* en las publicaciones científicas estableciendo una gran confusión.

#### ***Protictitherium cingulatum* SCHMIDT-KITTLER, 1976**

Hallado en el yacimiento de Yeni Eskihsar, Turquía (MN 7/8). Fue descrito y figurado por Schmidt- Kittler (1976, pp. 74-78, Figs. 76-82, Pl. 2: 1). Este hiénido es de un tamaño pequeño y con características marcadamente primitivas como protocónido muy alto en relación al paracónido del m1.

#### ***Protictitherium intermedium* SCHMIDT-KITTLER, 1976**

Schmidt-Kittler en su publicación de 1976 describe de forma exhaustiva esta especie del yacimiento de Çandir, Turquía, Astaraciense inferior (MN 6). El holotipo es un fragmento mandibular izquierdo BSPM-1967V1736, descrito y figurado (1976: p. 66; taf. 3, fig. 1, abb. 61). La morfología es muy similar a la de *P. crassum* pero de talla más pequeña y muy parecida a *P. punicum*.

#### ***Protictitherium llopisi* CRUSAFONT PAIRÓ Y PETTER, 1969**

Esta especie fue descrita por Crusafont Pairó y Petter (1969) en el yacimiento de Can Bayona, España, (MN 11 - 12).

#### ***Protictitherium punicum* KURTEN, 1976**

Descubierta en el yacimiento de Bled Douarah, (Túnez), (MN 9). Como anteriormente ya se ha indicado parece que esta especie está relacionada con *P. cingulatum*.

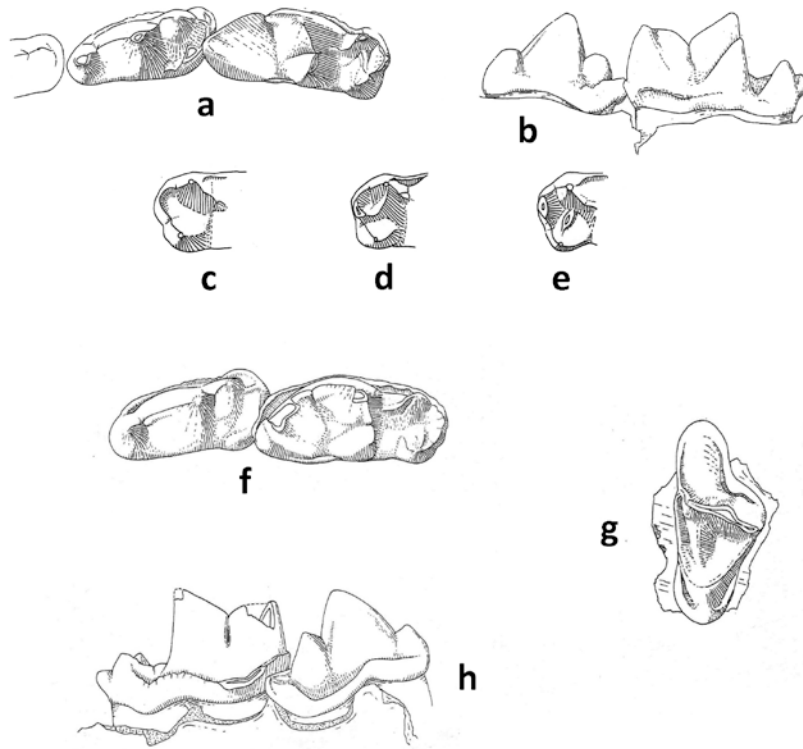


Figura 5.4. *Protictitherium cingulatum* del yacimiento de Eskihisar (Turquía) (Schmidt-Kittler, 1976).

a y b: Vistas oclusal y lingual del holotipo m1-p4 (749). c, d y e: Vistas oclusales de talónidos de distintos m1 (750, 751 y 754). f y h: Vistas bucal y oclusal del m1-p4 (753). g: Vista oclusal del M1 (755).

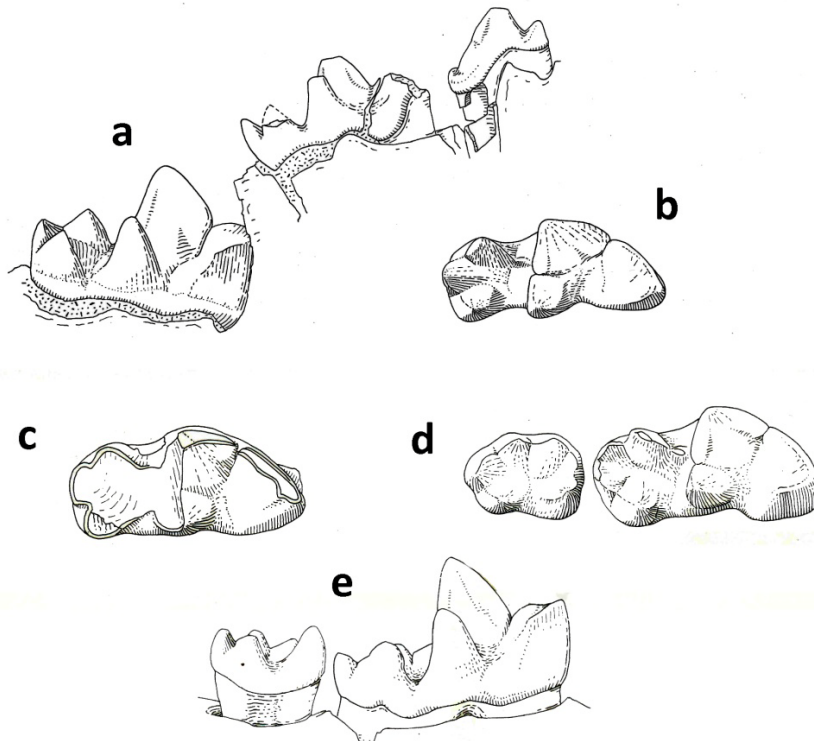


Figura 5.5. *Protictitherium intermedium* (Schmidt-Kittler, 1976).

a: Vistas lingual y oclusal del m1 (738) (con dentición decidua) del yacimiento de Çandır (Turquía). c: Vista oclusal del m1 (735) del yacimiento de Paçalar (Turquía). d y e: Vistas oclusal y lingual del holotipo del m1-m2 (736) del yacimiento de Çandır (Turquía)

***Protictitherium aegaeum*, KAYA, GERAADS Y TUNA, 2005**

Esta especie fue descrita y definida en la localidad de Esendere, península de Karaburun, Turquía (Turolense inferior) (MN 11). El holotipo es un cráneo muy deteriorado con mandíbula (IKE-46) (Figura 5.6).

Los autores encuentran diferencias claras para separarlo de *Protictitherium crassum*, como son el alto protocono en el p4 y un m1 con un paracónido casi tan alto como el protocónido. Estos autores además señalan la convivencia de tres formas primitivas en Turquía, como son *Protictitherium crassum*, *P. aegaeum* y *P. intuberculatum*, con adaptaciones dentales similares, sobre todo una gran protocono en el p4 y grandes molares.

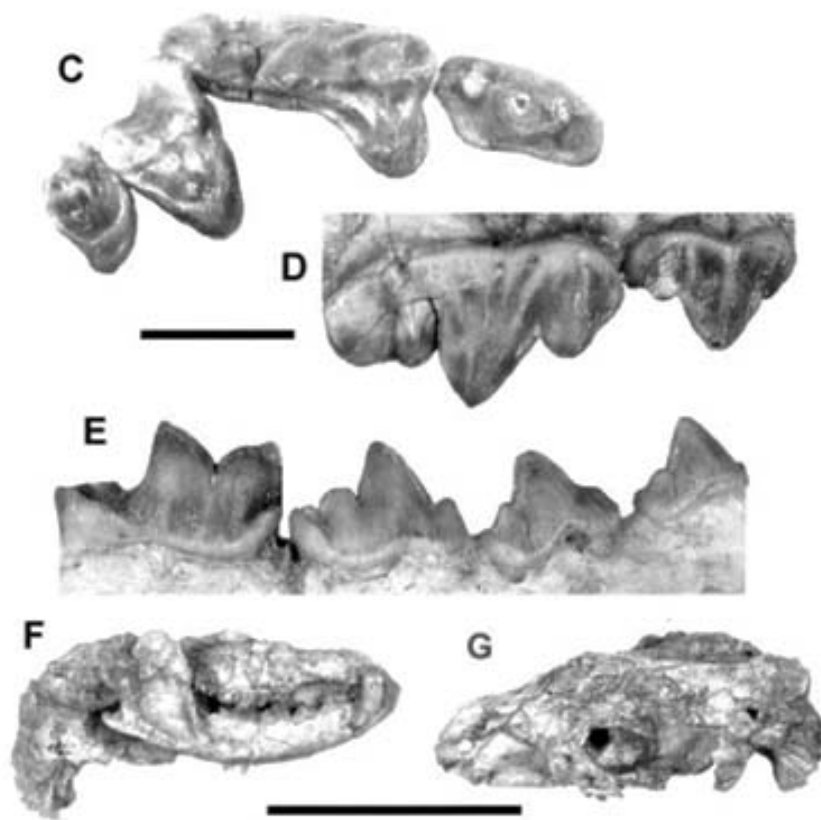


Figura 5.6. *Protictitherium aegaeum*. (Kaya et al., 2005).

Además, estos autores en su trabajo muestran en la siguiente figura 5.7 la distribución de todos los *Protictitherium* de Turquía.

|           |     |   | <i>P.intermedium</i> | <i>P.i.paralium</i> | <i>P.cingulatum</i> | <i>P.aff gaillardi</i> | <i>P.crassum</i> | <i>P.aegaeum</i> |
|-----------|-----|---|----------------------|---------------------|---------------------|------------------------|------------------|------------------|
| TUROLIAN  | 12  | Mahmutgazi<br>Esendere ?                                |                      |                     |                     |                        |                  |                  |
|           | 11  |   |                      |                     |                     |                        |                  |                  |
| VALLESIAN | 10  | Arikasağı<br>Sinap<br>Eşme-Akçaköy                      |                      |                     |                     |                        |                  |                  |
|           | 9   |   |                      |                     |                     |                        |                  |                  |
| ARAGONIAN | 7+8 | Yeni Eskihsar<br>Sofça<br>Mordoğan<br>Çandır<br>Paşalar |                      |                     |                     |                        |                  |                  |
|           |     |   |                      |                     |                     |                        |                  |                  |
|           | 6   |   |                      |                     |                     |                        |                  |                  |
|           | 5   |   |                      |                     |                     |                        |                  |                  |

Figura 5.7. Distribución de las especies de *Protictitherium* en Turquía (Kaya *et al.*, 2005).

### ***Proticttherium thessalonikensis* KOUFOS, 2011.**

Koufos, en 2011, describe una nueva especie *Proticttherium thessalonikensis* del Yacimiento de Ravin de la Pluie, Axios Valley. Edad: Vallesiense superior (MN 10). Este autor describe y compara morfológicamente y métricamente los restos fósiles de mandíbulas y maxilares hallados en este yacimiento (descritos como *P. cf. gaillardi*) con los *Proticttherium* conocidos en Eurasia encontrando diferencias significativas, lo que le permite crear una nueva especie (Figura 5.8).



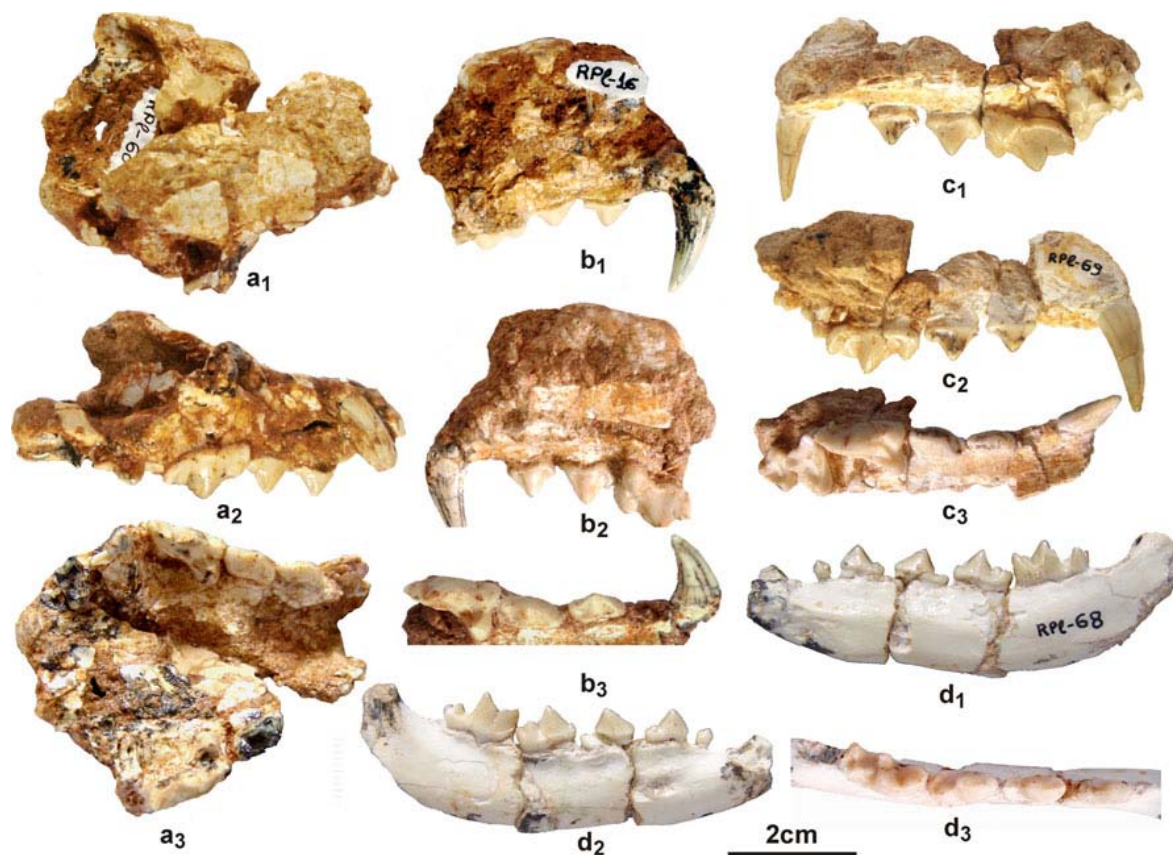


Figura 5.8. Material fosil de *Protictitherium thessalonikensis*, Ravin de la Pluie (RPI), Axios Valley, Grecia, Vallesiense superior, MN 10 descrito por Koufos, 2011a.

a. Maxilar con C-M2 y P3-P4, RPI-60; a1. Vista dorsal, a2. lateral, y a3. oclusal.

b. Fragmento de maxilar derecho con C-P4, RPI-16; b1. Vista bucal, b2. lingual, y b3. oclusal.

c. Fragmento de maxilar derecho con C-M2, RPI-69, HOLOTIPO; c1. Vista bucal, c2. lingual, y c3. oclusal d.

Fragmento de mandíbula derecha con c-m2, RPI-68; d1. Vista bucal, d2. lingual, y d3. oclusal.

(Koufos, 2011a)

Por otra parte, Koufos en 2011 realiza un trabajo de síntesis de la asociación de carnívoros miocenos de Grecia, en el que incluye un gran número de taxones, descritos en numerosos artículos desde las primeras décadas del siglo XIX. En este trabajo incluye al género *Protictitherium*, localizado en los distintos yacimientos griegos (Figura 5.9).

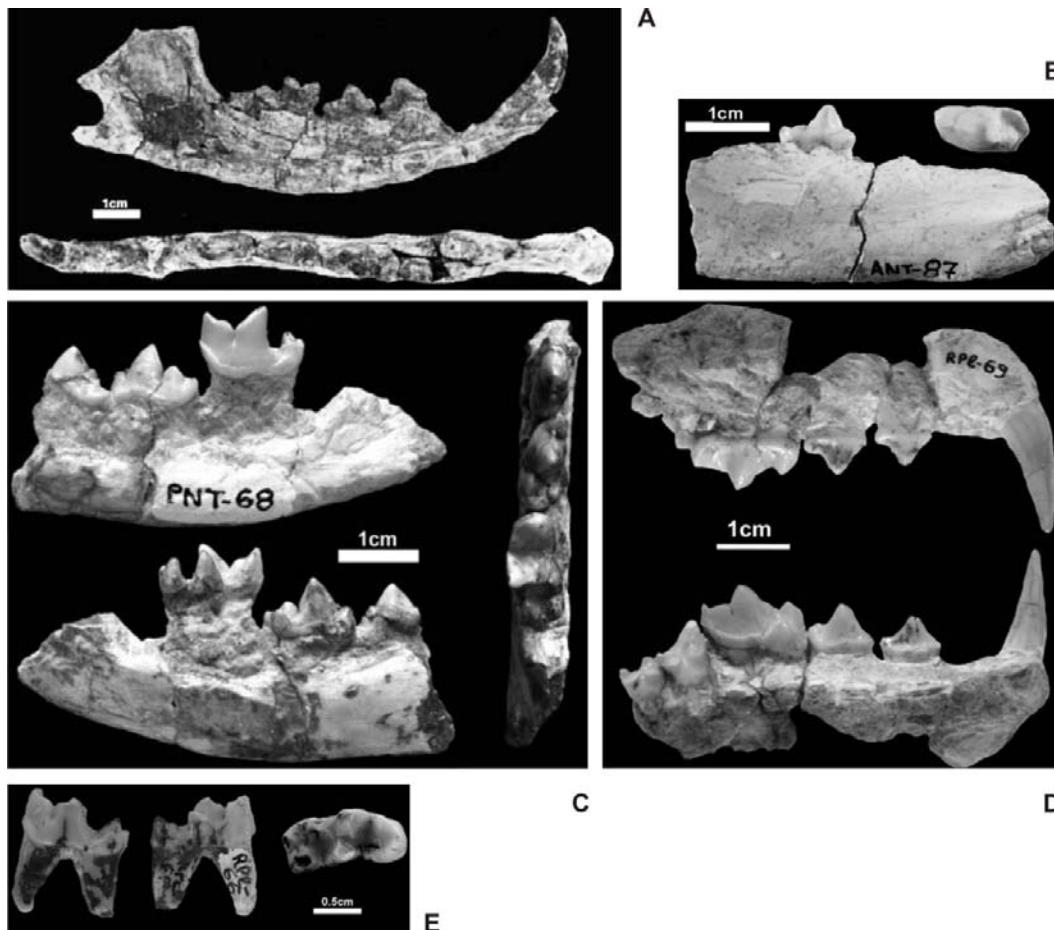


Figura 5.9. *Protictitherium* descritos en Grecia (Koufos, 2011b).

- A. *Protictitherium crassum*, hemimandíbula, LGPU-DKO-20, Dytiko, Axios Valley, Turolense superior, MN 13.
- B. *Protictitherium gaillardi*, fragmento de mandíbula LGP-ANT-87, Antonios, Chalkidiki Peninsula, Orleanense medio-superior, MN 4/5.
- C. *Protictitherium* sp. cf. *P. crassum*, fragmento de mandíbula, LGP-PNT-68, Pentalophos, Axios Valley, ?, Vallesense inferior, ?MN 9.
- D. *Protictitherium thessalonikensis*, fragmento de maxilar, LGP-RPI-69, Ravin de la Pluie, Axios Valley, Vallesense superior, MN 10.
- E. *Protictitherium* sp. aff. *P. intermedium*, m1, LGP-RPI-66, Ravin de la Pluie, Axios Valley, Vallesense superior, MN 10.

Además, hay que señalar que existen dos especies de *Protictitherium* mal caracterizadas y con poca validez (Werdelin y Solounias, 1991):

#### ***Protictitherium sumegense* KRETZOI, 1984**

Descrita en el yacimiento Sümeg (Hungría) de edad Turolense (MN 11). Esta especie no ha sido figurada en la publicación, además la incertidumbre generada respecto a los caracteres actuales de las especies, sugiere que esta forma se considere como *nomen*

*dubium*, es decir, el nombre implica desconocimiento o duda, es imposible determinar si un espécimen entra en tal grupo o no.

***Protictitherium csakvarens* KRETZOI, 1951.**

Citada en el yacimiento Csákvár (Hungria de Turolense (MN 11). Esta especie está mal caracterizada y es dudosamente diferente de las especies conocidas de *Protictitherium*.

## **5.2. YACIMIENTOS DEL NEÓGENO ESPAÑOL CON *PROTICTITHERIUM***

### **- EDAD ARAGONIENSE**

#### **MESEGAR (1 y 2) (Toledo) (MN 4) - Cuenca de Madrid.**

Los yacimientos de Mesegar 1 y 2 fueron descubiertos durante el desarrollo de los trabajos cartográficos realizados en la zona correspondiente a la hoja 1:50.000 de Torrijos (Toledo). Mesegar 1 se encuentra al sur de la localidad de este nombre y Mesegar 2 se sitúa en el talud de la carretera que une el pueblo de Erustes y Malpica, aproximadamente en el PK. 12. Este último yacimiento destaca por contener una interesante asociación de grandes mamíferos en un estado de conservación excelente. Los taxones de mamíferos registrados en ambos yacimientos permiten datarlos como Aragoniense inferior (López Olmedo *et al.*, 2004).

La publicación Morales *et al.*, (2015) se limita a citar la aparición en España del género *Protictitherium* en la Biozona MN 4 sin especificar el yacimiento.

#### **LA RETAMA (Cuenca) (MN 5) – Cuenca de Calatayud-Daroca.**

Este yacimiento se encuentra situado en los terrenos de labor del pueblo de Loranca del Campo. Fue descubierto en 1989 durante la campaña llevada a cabo en los yacimientos paleontológicos de Loranca del Campo próximos a éste. Los niveles fosilíferos corresponden a unas facies arcillosas margosas masivas con concreciones carbonatadas de formas irregulares y origen diagenético. (Morales *et al.*, 1999). Estos autores lo citan como *Protictitherium crassum*.

#### **PARACUELLOS 5 (Madrid) (MN 6) - Cuenca de Madrid - (Sigla: PA 5).**

Está situado en el término municipal de Paracuellos del Jarama, a la derecha de la carretera que va desde Paracuellos a Belvis, en las cercanías del Cerro de la Masilla. El yacimiento se encuentra en unos niveles que presentan arenas arcósicas de grano medio y fino, con limos y arcillas de tonos marrones. Se incluye dentro de la facies detrítica de la Unidad Intermedia y se han interpretado como de borde de charca entre los canales arenosos (Alberdi *et al.*, 1985 y Hoyos *et al.*, 1985). Petter (1976) lo clasifica como *Progenetta gaillardi*, pero Soria (1979) como resultado de la revisión sistemática que realiza sobre los hiénidos fósiles de España lo atribuye a *Protictitherium crassum*.

### **PARACUELLOS 3 (Madrid) (MN 6) - Cuenca de Madrid - (Sigla: PA 3).**

Se encuentra cerca del pueblo de Paracuellos del Jarama, se accede por el camino que sale al Sureste del pueblo y que va al antiguo basurero, en la vertiente Sur del Cerro de los Guardias. Está dentro de la Unidad Intermedia en las facies detrítica, y corresponde a unos niveles de limos arenosos que se encuentran intercalados entre arenas arcósicas de grano grueso, gravas y arcillas, interpretados como zonas de llanuras de inundación aluvial (Alberdi *et al.*, 1985 y Hoyos *et al.*, 1985). Sucede lo mismo que en Paracuellos 5.

### **ARROYO DEL VAL (Zaragoza) (MN 6) - Cuenca de Calatayud-Montalbán.**

Clasificado por Crusafont y Petter (1969) como *Progenetta gaillardi*, Soria (1979) ya lo atribuye a *Protictitherium crassum*.

### **TORIL 3 (Zaragoza) (MN 7 y 8) - Cuenca de Calatayud-Montalbán.**

Los yacimientos paleontológicos de Toril se encuentran situados próximos al pueblo de Daroca, provincia de Zaragoza. Están ubicados en un contexto paleoambiental característico de llanuras aluviales alternadas con sistemas lacustres (Azanza *et al.*, 2004).

### **NOMBREVILLA 2 (MN 7 / 8) - Cuenca de Calatayud-Montalbán.**

El yacimiento se encuentra situado próximo al pueblo de Nombrevilla, en la carretera que va desde Daroca a Nombrevilla.

### **CASTELL DE BARBERÀ (Barcelona) (MN 7 y 8) - Cuenca del Vallés-Penedés.**

Material estudiado: P3 P4 y M1 aislados, publicados por Petter (1976). El yacimiento de Castell de Barberà se encuentra relativamente cercano al yacimiento de de Can Llobateres (Sabadell). Se cree que es más antiguo que este último, aunque no ha sido posible determinar con exactitud su edad. Durante mucho tiempo se asumió que este yacimiento tenía una antigüedad de más de 11 millones de años. Sin embargo, hay motivos para pensar que podría ser un poco más moderno, de hace unos 10 millones de años y correspondiente al Vallesiense.

### **HOSTALET DE PIEROLA INFERIOR (Barcelona) (MN 7 / 8) - Cuenca del Vallés-Penedés.**

Como ocurre en otros yacimientos fue clasificado por Crusafont y Petter (1969) como *Progenetta gaillardi*, pero Soria (1979) ya lo atribuye a *Protictitherium crassum*.

### **EL ABOCADOR DE CAN MATA (Barcelona) (MN 6 Y 7/8) - Cuenca del Vallés-Penedés.**

Este yacimiento se descubrió como consecuencia de la construcción de un vertedero ilegal cerca de la masía de Can Mata de la Garriga (Hostalets de Pierola). Se cita *Protictitherium crassum*. (Alba, *et al.*, 2006, 2009)

- EDAD VALLESIENSE

**LOS VALLES DE FUENTIDUEÑA (Segovia) (MN 9) Cuenca del Duero - (Sigla:LVF):**

Aparece citado *Protictitherium crassum* (Crusafont y Ginsburg., 1973).

El yacimiento de los Valles de Fuentidueña se encuentra a 1,5 km al Noreste de dicho pueblo, en la ladera oriental del Cerro El Coculillo, a unos 915 metros sobre el nivel del mar. Desde el punto de vista geológico el yacimiento se sitúa en el sector meridional de la Cuenca del Duero, dentro de los términos superiores de la sedimentación Miocena, a techo de la denominada Unidad Media (García del Cura, 1975) para la zona oriental de dicha cuenca. Este yacimiento se sitúa en las facies carbonatadas superiores de la Cuenca del Duero, correspondiendo a un sistema de charcas al que desemboca un pequeño cono de deyección que es el principal aporte de huesos al yacimiento que procede de un paleorrelieve calcáreo cretácico próximo al mismo.

**HOSTALET DE PIEROLA SUPERIOR (Barcelona) (MN 9) - Cuenca del Vallés-Penedés**

En la revisión de Turner *et al.*, (2008) se cita como *Protictitherium crassum*.

- **CAN PONSIC (Barcelona) (MN 9) - Cuenca del Vallés-Penedés.**

Clasificado por Crusafont y Petter (1969) como *Progenetta gaillardi*, pero atribuido a *Protictitherium crassum* por Soria (1979).

**SANTIGA (Barcelona) (MN 9) - Cuenca del Vallés-Penedés**

Este yacimiento fue descubierto al realizar unos trabajos de rebaje de tierras con motivo de una construcción industrial. Se situaba próximo a la carretera de Sabadell a Mollet y en las cercanías al Santuario de Santiga (Crusafont Pairó y Golpe, 1972). Aparece citado *Protictitherium crassum* (Soria, 1979).

**CAN LLOBATERAS (Barcelona) (MN 9) - Cuenca del Vallés-Penedés.**

Fragmento de maxilar con P3-P4 y M1-M2 publicado por Petter (1976) y revisado por Soria (1979) como *Protictitherium crassum*.

El yacimiento fue descubierto en 1926 por Miquel Crusafont y Ramon Arquer, durante la construcción de la carretera de Sabadell a Mollet. Las prospecciones iniciales junto con los restos recuperados durante la explotación de una cantera de arcillas condujeron a excavaciones sistemáticas a partir de 1958.

**TORIJA (GUADALAJARA) (MN 9) - Cuenca de Madrid.**

En la zona próxima al pueblo de Torija se localizó un fósil aislado en depósitos de areniscas que corresponde a un premolar superior de *Protictitherium crassum*

**CERRO DE LOS BATALLONES (Madrid) (MN 10) - Cuenca de Madrid.**

El sistema de yacimientos del Cerro de los Batallones se encuentra descrito anteriormente en el capítulo 3.

### **MALCOVADESO 2 (TOLEDO) (MN 10)**

El yacimiento de Malcovadeso se encuentra situado al sur del Cerro de los Batallones, en la provincia de Toledo. Fue descubierto durante las prospecciones realizadas para la elaboración del mapa geológico de la zona (Hoja MAGNA 605 Aranjuez). Se encuentra en una zona que ha sido explotada para la obtención del mineral de sepiolita, y los fósiles provienen de niveles con arcillas verdes.

### **POBO DE DUEÑAS (GUADALAJARA) (MN 11)**

El yacimiento de El Pobo de Dueñas se encuentra ubicado en un campo de labor cercano a la carretera que une la población de El Pobo de Dueñas con Setiles, en la provincia de Guadalajara. Fue descubierto de forma casual por el dueño del terreno, Antonio Gaona, durante unas labores agrícolas. La zona está dominada por materiales calcáreos de edad jurásica. No existen evidencias directas del yacimiento, sólo se conocen los bloques de brecha cárstica con abundantes restos fósiles de microvertebrados que afloran en superficie y que también se encuentran en las lindes de los campos de la zona. La datación preliminar del yacimiento de El Pobo de Dueñas es Turoliense inferior, MN11, en razón de la asociación faunística hallada. En este yacimiento se encontró un fragmento de cráneo que no conserva la dentición.

### **CAN BAYONA (Barcelona) (GUADALAJARA) (MN 11-12?)**

En este yacimiento fue descrita la especie *P. llopisi* por Crusafont y Petter (1969). Se le atribuye una edad MN 11- 12, pero probablemente esta edad es cuestionable, y hay que tomarla con cautela.

A continuación se adjunta una tabla (Tabla 5.1) con todos los yacimientos de España donde se ha documentado *Protictitherium*. En esta tabla se especifica las Biozonas de Mein MN del yacimiento paleontológico y la cuenca geológica a la que pertenecen.

| YACIMIENTOS                   | MN         | CUENCA                        |
|-------------------------------|------------|-------------------------------|
| Can Bayona                    | MN 11      | Cuenca del Vallès-Penedès     |
| Pobo de Dueñas                | MN 11      | Borde Cuencas                 |
| Malcovadeso                   | MN 10      | Cuenca de Madrid              |
| Batallones 3                  | MN 10      | Cuenca de Madrid              |
| Batallones 1                  | MN 10      | Cuenca de Madrid              |
| Batallones 10                 | MN 10      | Cuenca de Madrid              |
| Torija                        | MN 9       | Cuenca de Madrid              |
| Can Llobateras                | MN 9       | Cuenca del Vallès-Penedès     |
| Santiga                       | MN 9       | Cuenca del Vallès-Penedès     |
| Can Ponsic                    | MN 9       | Cuenca del Vallès-Penedès     |
| Hostalets de Pierola Superior | MN 9       | Cuenca del Vallès-Penedès     |
| Los Valles de Fuentidueña     | MN 9       | Cuenca del Duero              |
| Hostalets de Pierola Inferior | MN 7 / 8   | Cuenca del Vallès-Penedès     |
| Castell de Barbera            | MN 7 / 8   | Cuenca del Vallès-Penedès     |
| Nombrevilla 2                 | MN 7 / 8   | Cuenca de Calatayud-Montalbán |
| Toril 3                       | MN 7 / 8   | Cuenca de Calatayud-Montalbán |
| Abocador de Can Mata          | MN 6 y 7/8 | Cuenca del Vallès-Penedès     |
| Arroyo del Val                | MN 6       | Cuenca de Calatayud-Montalbán |
| Paracuellos 3                 | MN 6       | Cuenca de Madrid              |
| Paracuellos 5                 | MN 6       | Cuenca de Madrid              |
| La Retama                     | MN 5       | Cuenca de Calatayud-Daroca    |
| Mesegar                       | MN 4       | Cuenca de Madrid              |

Tabla 5.1. Yacimientos de España donde se ha documentado *Protictitherium*.

En las figuras 5.10 y 5.11 se muestran algunos restos fósiles de *Protictitherium* pertenecientes a distintos yacimientos del Neógeno español.

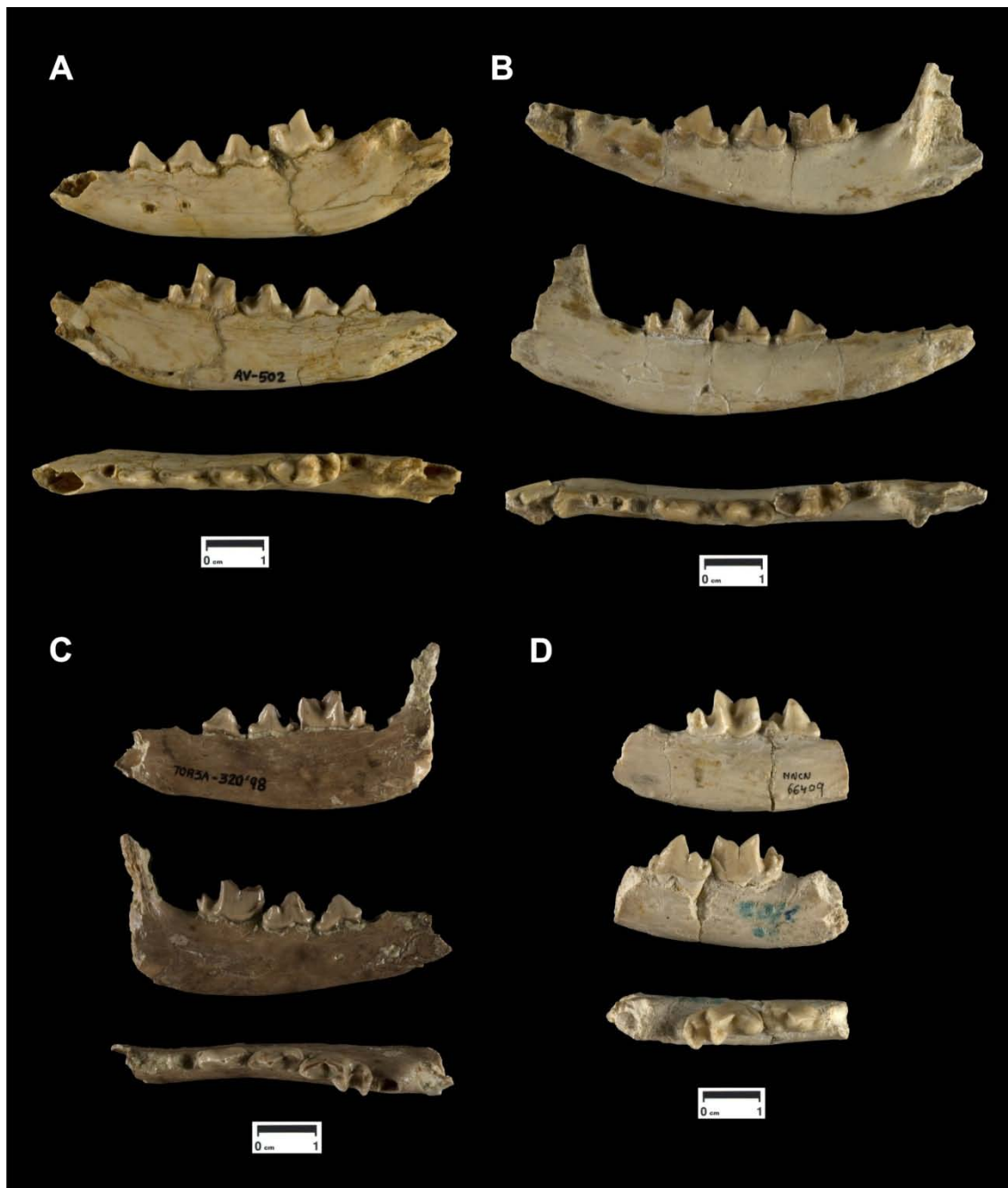


Figura 5.10. Hemimandíbulas de *Protictitherium* de varios yacimientos del neógeno Español: A: Arroyo del Val (Zaragoza) B: Can Ponsic (Barcelona) SS), C: Toril (Zaragoza) (TOR 3A 320'98) y D: Los Valles de Fuentidueña (Segovia) (MNCN-66409).





Figura 5.11. Vistas dorsal, ventral, medial y lateral del fragmento de cráneo de *Protictitherium crassum* hallado en el yacimiento de Pobo de Dueñas, Guadalajara (MN 11). Escala 1 cm.

El rango temporal del género *Protictitherium* en España es muy amplio abarcando desde el Aragoniense inferior zona de Mein MN 4 hasta el Turolense MN 11, aproximadamente 12 millones de años.

La cita más antigua de *Protictitherium* en España corresponde al yacimiento de Mesegar al que se le atribuye una edad de Aragoniense inferior (MN 4) (Morales *et al.*, 2015). Algo más reciente, *Protictitherium* se encuentra presente en el yacimiento de la Retama (Cuenca de Calatayud-Daroca) (MN 5) (Morales *et al.*, 1999). *Protictitherium* es especialmente abundante a partir de la MN 6 y hasta el final del Vallesiense (MN 10). Los últimos representantes de este longevo género en España se encuentran en el yacimiento de El Pobo de Dueñas de edad y Can Bayona (MN 11) (Figura 5.10).

En cuanto al rango temporal del género *Protictitherium* en Europa y Turquía es muy similar al español, comenzando también su aparición en el Aragoniense inferior (MN 4) en yacimientos de Grecia, Francia y Alemania, mientras que el yacimiento más moderno es Dytiko (Grecia) (MN 13) (Figura 5.12).

### 5.3. DISTRIBUCIÓN PALEOGEOGRÁFICA DEL GÉNERO *PROTICTITHERIUM*

La figura 5.12 muestra la distribución paleobiogeográfica de las especies europeas y turcas de *Protictitherium* a lo largo del Mioceno.

En España se han registrado tres especies de *Protictitherium*, el pequeño *Protictitherium gaillardi* en el Mioceno inferior y medio (MN 6 a MN 9), *P. crassum* en el Mioceno medio y superior (desde la MN 5 hasta la MN 10) y *P. llopisi* en el Mioceno superior (MN 11).

En Francia, a lo largo de 7 Ma coexisten *Proctitherium crassum* y *P. gaillardi* (Bernor *et al.*, 1996), extinguiéndose a finales del Vallesiense (MN 10).

En Alemania, aparece registrado *Proctitherium gaillardi* en Aragoniense inferior (Mioceno inferior, MN 4) y *P. crassum* en el Mioceno superior (desde la parte alta de la MN 9 hasta la MN 11) (Turner *et al.*, 2008).

En Grecia hay tres especies registradas: *P. gaillardi* en el Mioceno inferior y medio (MN 4 y MN 5), *P. crassum* en el Mioceno superior (MN 10-MN 13) y una especie *Proctitherium thesalonikensis* restringida únicamente a la MN 10 (Koufos, 2011a y b). El registro más tardío es en el yacimiento de Dytiko MN 13.

En Hungría coexisten dos especies endémicas: *P. sumegense* y *P. csakvareense*, aunque su validez está en duda (Werdelin y Solounias, 1991).

En Turquía se registra la mayor diversidad de *Proctitherium* con cinco especies. *Proctitherium gaillardi* y *P. intermedium* están restringidas al Aragoniense superior (Mioceno medio, MN 6), *Proctitherium crassum* y *P. cingulatum* aparecen en la MN 7/8, coexistiendo hasta la extinción de esta última, un millón de años después (Bernor *et al.*, 1996). La especie endémica *Proctitherium aegaeum* está restringida al Turolense (MN 11) (Kaya *et al.*, 2005). A finales de la MN 11, se extinguen tanto *P. crassum* como *P. aegaeum*.

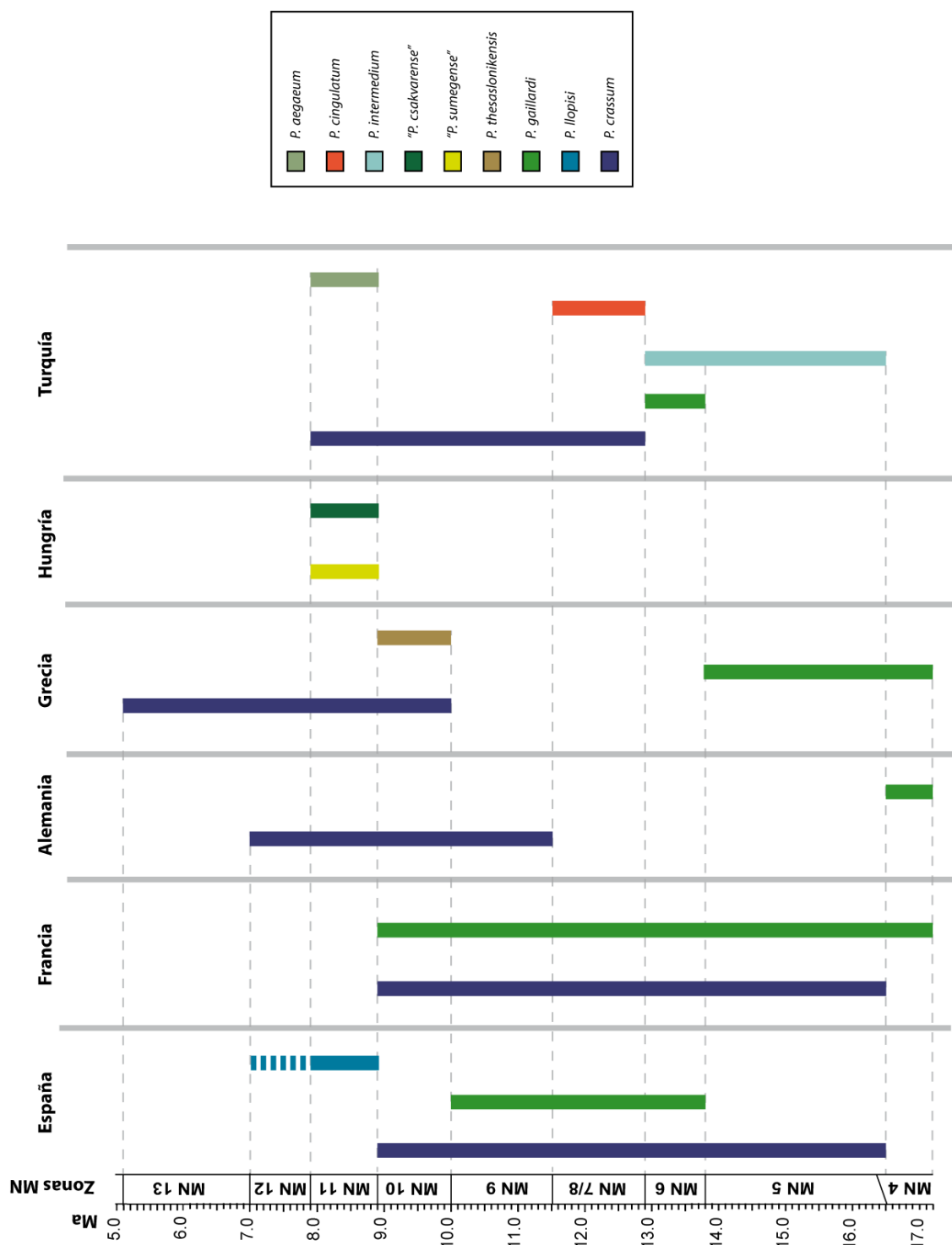


Figura 5.12. Distribución paleobiogeográfica en Europa de las diferentes especies de *Protictitherium* a lo largo del Mioceno. Zonas MN basadas en Hilgen *et al.* (2012) y Van der Meulen *et al.* (2012).

## 5.4. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alberdi, M.T., Hoyos M., Mazo, A.V., Morales, J., Sesé, C. y Soria, D. 1985.** Bioestratigrafía, Paleoecología y Biogeografía del Terciario de la provincia de Madrid. En: Alberdi MT, ed. *Geología y Paleontología del Terciario continental de la provincia de Madrid*. Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC. 99-105.
- Azanza, B., Alonso-Zarza, A. M., Álvarez Sierra, M. A., Calvo, J. P., Fraile, S., García Paredes, I., Gómez, E., Hernández Fernández, M., Van Der Meulen, A., De Miguel, D., Montoya, P., Morales, J., Murelaga, X., Peláez-Campomanes, P., Perez, B., Quiralte, V., Salesa, M. J., Sánchez, I. M., Sánchez-Marco, A. y Soria, D. 2004.** Los yacimientos de vertebrados continentales del Aragoniense superior (Mioceno medio) de Toril, Cuenca de Calatayud-Daroca. *Geo-Temas* 6 (2): 271-274.
- Bernor, R.L., Fahlbusch, V. y Mittmann, H.W. (Eds.). 1996.** Columbia University Press. 487 pp.
- Crusafont Pairó, M. 1964.** La biota de Can Llobateres, (Sabadell) y su significación biológica. *Curs. Conf. Inst. Lucas Mallada*, 9: 177-179.
- Crusafont Pairó, M. y Petter, J. 1969.** Contribution a l'étude des Hyaenidae. La subfamille des Ictitherinae. *Annales de Paléontologie*, 55: 89-127.
- Crusafont Pairó, M. y Golpe-Poss, J.M. 1972.** Algunos nuevos yacimientos de Vertebrados del Vallesiense -inferior de los alrededores de Sabadell. *Acta Geológica Hispánica*, VI1 (1972), 2: 69-70.
- Crusafont Pairó, M. y Ginsburg, L. 1973.** Les Carnassier fósiles de Los Valles de Fuentidueña (Segovia, Spagne). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 3, 131: 29-45.
- Depéret, C. 1887.** Recherches sur la succession des faunes de Vertébrés miocènes de la Vallée du Rhone. *Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, tomo IV: 1-269.
- Depéret, C. 1892.** La faune des Mammifères miocènes de la Grive Saint-Alban et de quelques autres localités du bassin du Rhone. Documents nouveaux et revision générale. *Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, tomo V: 1-95.
- Filhol, M.H. 1883.** Notes sur quelques Mammifères fossiles de l'époque Miocène. Observations relatives a divers Carnassiers fossiles provenant de la Grive Saint-Alban (Isère). *Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, tomo III: 56-69
- Gaillard, C. 1899.** Mammifères miocènes nouveaux ou peu connus de La Grive-Saint- Alban (Isère). *Archives du Muséum d'Historie Naturelle de Lyon*, 7: 1-79.
- Ginsburg, L., Morales, J. y Soria D. 1981.** Nuevos datos sobre los carnivoros de los Valles de Fuentiduena (Segovia). *Estudios geologicos*, 37: 383-415.
- Hoyos, M., Junco, F., Plaza, J.M., Ramírez, A., y Ruiz Sánchez-Porro, J., 1985.** El Mioceno de Madrid, en: Alberdi, M.T. (Ed.), *Geología y Paleontología del terciario continental de la provincia de Madrid*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. 9-16 pp.

- Hunt, R.M., Jr. y Solounias, N. 1991.** Evolution of the aeluroid Carnivora: hyaenid affinities of the Miocene carnivoran *Tungurictis spocki* from inner Mongolia. *American Museum Novitates*, 1-25.
- Kaya, T., Geraads, D. y Tuna, V. 2005.** A new Late Miocene mammalian fauna in the Karaburun Peninsula (W Turkey). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 236: 321-349.
- Koufos, G. D. 1980.** Palaeontological and stratigraphical study of the Neogene continental deposits of the basin of Axios river. *Scientific Annals of the Faculty of Physics and Mathematics, Aristotelian University of Thessaloniki*, 19 (11): 1-322.
- Koufos, G.D. 2000.** Revision of the Late Miocene carnivores from the Axios valley, Macedonia, Greece. *Muenchner Geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe A Geologie und Paläontologie*, 39: 51-92.
- Koufos, G.D., 2009.** The Late Miocene mammal faunas of the Mytilinii Basin, Samos Island, Greece: new collection. 5. Carnivora. *Beitraege zur Paläontologie*, 31: 57-105.
- Koufos, G. D. 2011a.** A new protictitherid from the late Miocene hominoid locality Ravin de la Pluie of Axios Valley (Macedonia, Greece).
- Koufos, G. D. 2011b.** The Miocene carnivore assemblage of Greece. *Estudios Geológicos*, 67(2).
- Kretzoi, M. 1938.** Die Raubtiere von Gombaszog nebst einer Uebersicht der Gesamtfauna. (Ein Beitrag zur Stratigraphie des Altquartärs.). *Annales Historico Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 31: 88-157.
- Kretzoi, M. 1951.** A Csákvári Hipparion-fauna. *Földtani Közlemények* 81: 384-417.
- Kretzoi, M. 1984.** Felső pannóniai. A sümeg-gerinci fauna és faunaszakasz. *Geologica Hungarica*, serie geologica 20: 214-222.
- Kurten, B. 1976.** Fossil Carnivora from the Late Tertiary of Bled Douarah and Cherichira, Tunisia. *Notes du Service Géologique de Tunisie*, 42: 177-214.
- López Olmedo, F., Díaz de Neira, A., Martín Serrano, A., Calvo, J.P., Morales, J. y Peláez-Campomanes, P. 2004.** Unidades estratigráficas en el registro sedimentario Neógeno del Sector Occidental de la Cuenca de Madrid. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 17(1-2): 87-101.
- Major, F. 1903.** New Carnivora from the Middle Miocene of La Grive-St-Alban, Isère, France. *Geological Magazine* 4: 534-537.
- Mein, P. 1958.** Les mammifères de la faune sidérolithique du Vieux -Collonges. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, tomo V, 1-122.
- Morales, J., Nieto, M., Peláez-Campomanes, P., Soria, D., Álvarez, M. A., Alcalá, L., Amezcua, L., Cerdano, E., Daams, R., Fraile, S., Guillem, J., Hoyos, M., Merino, L., De Miguel, I., Monparler, R., Montoya, P., Pérez, B., Salesa, M. J. y Sánchez, I. M. 1999.** Vertebrados continentales del terciario de la cuenca de Loranca (provincia de Cuenca). In: *La huella del pasado; fosiles de Castilla-La Mancha* (Aguirre, E. y Rábano, I., edit.). Patrimonio histórico de Castilla-La Mancha, Toledo, 237-260.

- Morales, J., Cantalapiedra, J.L., Valenciano, A., Hontecillas, D., Fraile, S., García Yelo, B., Montoya, P. y Abella, J. 2015.** The fossil record of the Neogene Carnivora from Spain, *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 95 (3): 373-386.
- Ozansoy, F. 1965.** Etude des gisements continentaux et des mammifères du Cenozoïque de Turquie. *Mem. Soc. Geol. France*, 44: 1-92.
- Petter, G. 1976.** Etude d'un nouveau ensemble de petits carnivores du Pliocène d'Espagne. *Geol. Mediterraneen*, 3: 135-154.
- Schmidt-Kittler, N. 1976.** Raubtiere aus dem Jungtertiär Kleinasien. Carnivores from the Neogene of Asia Minor. *Palaeontographica (A)* 155: 1-131.
- Soria, D. 1979.** Hienidos fósiles de España: Revisión de la Familia Hyaenidae del Neógeno superior y Pleistoceno inferior. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, España. 303 pp.
- Turner, A., Antón, M. y Werdelin, L. 2008.** Taxonomy and evolutionary patterns in the fossil Hyaenidae of Europe. *Geobios*, 41: 677-687.
- Viret, J. 1951.** Catalogue critique de la faune des mammifères Miocènes de la Grive Saint-Alban (Isère). *Nouvelles Archives du Museum d'Histoire Naturelle de Lyon*, tomo III, 1-10-14.
- Werdelin, L. y Solounias, N. 1991.** The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution. *Fossils and Strata*: 1-104.
- Werdelin, L. y Turner, A. 1996.** The fossil and living Hyaenidae of Africa: present status. University of Toronto Press.





*Cráneo y mandíbula de Protictitherium crassum de Batallones 1*

## SISTEMÁTICA





## 6. SISTEMÁTICA

---

### FAMILIA HYAENIDAE GRAY, 1821

#### DIAGNOSIS

Feliformia con cráneo moderadamente fuerte, bajo en las formas más primitivas, pero que tiende a elevarse progresivamente. Caja craneana poco abovedada, con arcos cigomáticos anchos y robustos; porción entotimpánica reducida, o muy reducida, separada por un tabique que oculta la gran cavidad ectotimpánica. Meato auditivo externo tiende a alargarse progresivamente. Proceso mastoideo pequeño y muy separado de la bula timpánica; proceso paraoccipital ancho, adherido al tabique posterior de la bula. Canal aliesfenoides corto, con abertura posterior presente o ausente. Fórmula dentaria 3/3, 1/1, 3-/3-4, 1-2/1-2. M1 y M2 progresivamente reducidos. P4 muy alargado, con cúspide anterior fuerte (parastilo), y larga lámina posterior (metacono). Protocono grande a ausente. El m1 con dos láminas y un talónido, metacónido presente o ausente. Los incisivos terceros, superior e inferior, tienden a ensancharse y a adquirir aspecto caniforme. Extremidades anteriores relativamente largas, posteriores iguales a las anteriores en los miembros primitivos de la familia, pero se acortan progresivamente. Digitígrados, con pies y manos tetradáctilos. Ausencia de báculo. (KURTEN, 1954, ha figurado un báculo que atribuye a *Thalassictis*). Beaumont y Mein (1972) incluyen a *Plioviverrops* dentro de esta familia. Su bula timpánica al igual que la de *Ictitherium* no mostraría una reducción tan fuerte de la región entotimpánica como sucede en los otros géneros de la familia (Modificada de Pilgrim, 1931).

### SUBFAMILIA ICTITHERIINAE TROUESSART, 1897

#### DIAGNOSIS

Hyaenidae primitivos con M1 no reducido, presencia de M2, m1 con talónido relativamente largo (Ginsburg, 1999) y un ángulo alfa igual o inferior a 60 ° (Crusafont y Truyols, 1956), bulla timpánica con entotimpánico visible ventralmente.

### *Protictitherium* KRETZOI, 1938

#### DIAGNOSIS

Ictitheriinae primitivo que incluye las formas más antiguas de la familia, por lo tanto sus caracteres son plesiomórficos. Se diferencia de *Ictitherium* y *Plioviverrops* por la retención de protocónido relativamente alto con respecto a la altura de las cúspides

del talónido, por lo tanto con ángulo alfa mayor que en las especies de estos dos géneros (Modificado de Werdelin y Solounias, 1991, 1996).

***Protictitherium crassum* FILHOL, 1883**

Holotipo: *Herpestes crassus*

Localidad tipo: La Grive Saint-Alban, Montredon, Francia.

Sinonimias:

*Herpestes crassus* Depéret, 1892

*Progeneta crassa* Mayor, 1903

*Protictitherium crassum* Kretzoi, 1951

*Progenetta crassa* Crusafont Pairó, 1964

*Ictitherium arambourgi* Ozansoy, 1965

*Progenetta crassa* Crusafont Pairó y Petter, 1969

*Protictitherium crassum* Schmidt-Kittler, 1976

**DIAGNOSIS**

*Protictitherium* con premolares robustos, p4 con talónido bien desarrollado, m1 con protocónido solo ligeramente más alto que el paracónido y ambos robustos. Metacónido no reducido. Valle del trigónido profundo y amplio. Talónido fuerte (37%) con hipocónido menos alto que el entocónido. P4 corto con protocono fuerte y en forma de punta de zueco. M2 de forma subredondeada o ligeramente triangular.

Localidad material estudiado: Yacimiento del Cerro de los Batallones: BAT-1, BAT-3 y BAT-10

Edad: Vallesiense superior MN-10, Biozona J. (Mioceno superior)

## DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DEL ESQUELETO CRANEO-MANDIBULAR DE *PROTICTITHERIUM CRASSUM*

Para conocer la morfología general del esqueleto de *Protictitherium crassum* de los yacimientos del Cerro de los Batallones se ha contado con un material excelente, en muy buen estado de conservación y además muy numeroso, lo que nos ha permitido realizar una descripción muy completa que hasta ahora no había sido posible debido a la escasez de material en los demás yacimientos, en especial en lo referente al esqueleto postcraneal.

### 6.1. CRÁNEO

Hasta la fecha existen evidencias, a partir de los restos craneales, de la presencia de 27 individuos de *Protictitherium crassum* en los yacimientos del Cerro de los Batallones. Estos individuos están representados por 23 cráneos completos (en algunos casos con las mandíbulas en conexión anatómica) y restos de 4 maxilares superiores. De estos ejemplares, 15 cráneos se han encontrado en Batallones 1 y 8 en Batallones 3. En cuanto a los maxilares superiores hallados, 1 corresponde al yacimiento de Batallones 1, otros 2 a Batallones 3 y 1 a Batallones 10. Estos maxilares se encuentran bastante fragmentados, por lo que no se han podido realizar medidas útiles para nuestro trabajo.

Hay que señalar que, salvo excepciones, los cráneos están muy deformados como consecuencia de los procesos diagenéticos de compactación de los sedimentos ocurridos en los yacimientos, como se puede observar en las figuras 6.1.1, 6.1.2, 6.1.3 y 6.1.4. Debido a esta deformación, tanto latero-medial como dorso-ventral, la toma de medidas ha resultado, en muchos casos, dificultosa.

El haber dispuesto de este gran número de cráneos nos ha permitido conocer no solo su morfología, hasta ahora inédita, sino también su variabilidad. Otro aspecto muy importante desde el punto de vista sistemático es que nos ha sido posible efectuar un estudio en profundidad de la región auditiva, cuyo valor sistemático y filogenético es de suma importancia dentro del grupo de carnívoros feliformes y especialmente entre los Hyaenidae.

Todos los cráneos aparecen con las suturas fusionadas, salvo un fragmento en muy mal estado de conservación, lo que indica que, a excepción de éste último, los ejemplares objeto de nuestro estudio eran adultos.

Otro interés de nuestro estudio sistemático consiste en conocer si la especie *Protictitherium crassum* mostraba dimorfismo sexual. Al tratarse de una especie basal de Hyaenidae, podría tener semejanzas con sus grupos hermanos entre los que el dimorfismo sexual es bien conocido, como en Viverridae (*Genetta genetta*) y Herpestidae (*Herpestes ichneumon*) (Wilson y Mittermeier, 2009) y en los que los machos presentan un mayor tamaño que las hembras. Pero, por otra parte, como hemos hecho notar anteriormente,

una de las peculiaridades de los hiénidos actuales es su variabilidad en cuanto al dimorfismo sexual, con una especie, *Crocota crocota*, cuyas hembras presentan mayores tallas que los machos (hasta un 10%), *Hyaena hyaena* en que los machos son mayores que las hembras (con diferencias de hasta un 30% en peso) y el caso de *Parahyaena brunnea* una especie sin apenas diferencias de talla entre machos y hembras (Holekamp y Kolowski, 2009).

#### 6.1.1. Descripción anatómica

El cráneo de *Protictitherium* es alargado y en vista lateral presenta un perfil suave con una altura dorso-ventral relativamente baja.

El hueso premaxilar está curvado rostral y dorsalmente, presentando una marcada proyección rostral.

Los nasales presentan una forma triangular alargada que se estrecha caudalmente. Los bordes rostrales están curvados y los bordes caudales alcanzan el mismo nivel que el borde rostral de la órbita. Este borde rostral de la órbita se sitúa por encima del extremo anterior del P4.

El maxilar se estrecha rostralmente. En la cara lateral del maxilar se localiza el foramen infraorbital, que se encuentra por encima de, aproximadamente, la mitad del P3. El maxilar constituye una parte sustancial del margen rostro-dorsal del arco cigomático. Los otros huesos que forman el arco cigomático son el hueso cigomático (porción rostral) y el proceso cigomático del temporal (porción caudal). En el margen ventral de su porción rostro-lateral inserta el músculo *masseter* que se desarrolla desde la fosa masetérica de la hemimandíbula. En la cara ventral y margen caudal del arco cigomático, se localiza la fosa mandibular, con la que articula el cóndilo mandibular, formando la articulación temporo-mandibular.

La porción rostral formada por premaxilar, maxilar y nasal muestra lateralmente una constricción post-canina en el maxilar, que hace que éste presente una superficie lateral cóncava.

El hueso frontal se estrecha rostralmente y caudalmente en una marcada constricción postorbital. Los procesos zigomáticos del hueso frontal son estrechos y caudalmente presentan un ángulo marcadamente agudo.

La fosa temporal (*fossa temporalis*) ocupa principalmente el hueso parietal y parte de los huesos frontal, temporal y occipital. En ella se sitúa el origen del músculo *temporalis*.

La cresta sagital está bien desarrollada, aunque la mayoría de los cráneos del Cerro de los Batallones esta cresta se encuentra muy fragmentada. El desarrollo dorso-ventral de la cresta aumenta el área de origen del músculo *temporalis*, que ocupa la fosa temporal. La

cresta nuchal se encuentra bien desarrollada e inclinada craneo-caudalmente. En ella se insertan los músculos *rhomboideus*, *brachiocephalicus* y *sternocephalicus*. La cresta mastoidea está muy desarrollada, mientras que la cresta occipital externa apenas se distingue.

Los cóndilos occipitales presentan una forma elíptica. Lateralmente a los cóndilos se desarrolla una profunda fosa condilar, limitada lateralmente por el proceso yugular, que está muy desarrollado y proyectado en sentido caudo-ventral.

En vista ventral se sitúa la fosa mandibular donde articula el cóndilo mandibular. Esta fosa presenta un proceso retroarticular muy desarrollado ventralmente.

El palatino que está formado por dos láminas: la lámina horizontal del hueso palatino que se prolonga caudalmente hasta el borde distal del M2 y las láminas perpendiculares que son muy finas, paralelas y presentan un pequeño surco lateral a lo largo de su margen caudal.

A continuación, en la tabla 6.1.1, se detalla las medidas realizadas a los cráneos de *Protictitherium crassum* de los yacimientos del Cerro de los Batallones 1, 3 y 10.

| SIGLA            | YACIMIENTO | L      | Lp    | Ld    | Lc    | A     | Ad    | Ac    | App   | a     |
|------------------|------------|--------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| B-1990           | BAT-1      | 128,73 | 64,1  | 65,06 | 21,41 | 74,99 | 41,06 | 24,29 | 38,96 | 20,41 |
| B-2544           | BAT-1      | 147,32 | 78,09 |       | 15,92 | 51,78 | 30,9  | 18,5  | 16,12 | 6,05  |
| B-2776           | BAT-1      | 137,05 | 68,06 | 65,49 | 24,63 |       | 40,46 | 23,3  | 39,97 | 19,93 |
| B-2800           | BAT-1      | 142,34 | 61,5  | 64,07 | 21,59 | 81,66 | 42,88 | 26,25 |       | 19,39 |
| B-2801           | BAT-1      | 146,34 | 74,27 | 72,42 | 22,08 | 63,7  | 34,6  | 19,36 | 31,74 | 9,56  |
| B-2802           | BAT-1      | 138,19 | 73    | 62,54 | 23,43 | 83,71 | 40,99 | 23,79 | 34,25 | 24,45 |
| B-2803           | BAT-1      | 124,44 | 59,15 | 61,17 |       | 70,49 | 37,72 | 23,23 | 37    | 21,46 |
| B-2804           | BAT-1      | 131,47 |       |       | 14,38 | 44,77 | 24,36 | 14,54 | 19,58 |       |
| B-2889           | BAT-1      | 137,24 | 66,56 |       | 22,99 | 70,92 | 41,65 | 23,16 | 40,49 | 19,48 |
| B-5460           | BAT-1      | 143,31 | 69,26 | 69,81 | 26,14 | 87,1  | 43,09 | 27,27 | 42,48 | 24,25 |
| BAT-1'02-E6-203  | BAT-1      | 139,38 | 73,21 | 70,33 | 19,98 | 54,4  | 35,59 | 18,44 | 28,45 | 6,54  |
| BAT-1'03-D6-77   | BAT-1      | 133,24 | 70,2  | 68,6  | 20,59 |       | 31,99 | 18,11 | 24,9  | 14,53 |
| BAT-1'04-D7-31   | BAT-1      | 132,64 | 65,66 | 62,13 | 22,09 |       | 40,13 | 21,2  | 32,07 | 19,54 |
| BAT-1'06-D4-1    | BAT-1      | 153,89 | 72,08 | 76,77 | 21,84 |       | 47,93 | 23,25 | 43,26 | 19,04 |
| BAT-3'09-1531    | BAT-3      | 117,2  | 61,01 | 57,5  | 17,9  |       |       | 17,8  |       | 9,8   |
| BAT-3'10-402     | BAT-3      |        |       |       | 22,14 |       |       |       |       |       |
| BAT-3'11-1750    | BAT-3      | 126,3  | 64,65 | 64,09 | 22,4  | 68,75 | 38,77 | 23,07 |       | 18,11 |
| BAT-3'12-2210    | BAT-3      | 135,07 | 67,56 | 66,51 | 15,23 | 53,83 | 34,47 | 21,97 | 29,19 | 17,04 |
| BAT-3'13-368     | BAT-3      | 110,1  | 58,88 | 58,2  | 22,53 | 67,72 | 39,43 | 20,33 | 26,24 | 16,45 |
| BAT-3'13-428     | BAT-3      |        |       |       | 20,08 |       |       | 22,6  |       |       |
| BAT-3'13-631     | BAT-3      | 114,23 | 62,95 | 58,35 | 19,5  | 59,54 | 39,25 | 20,37 | 25,12 | 16,19 |
| BAT-3'13-1261    | BAT-3      | 108,55 | 60,14 | 58,36 | 18,44 | 68,67 | 41,54 | 20,53 | 27,37 | 12,93 |
| BAT-10'12-D6-147 | BAT-10     |        |       | 66,1  |       |       | 35,69 | 23,63 |       |       |

Tabla 6.1.1. Medidas en mm del cráneo de *Protictitherium crassum* de los yacimientos del Cerro de los Batallones 1, 3 y 10.

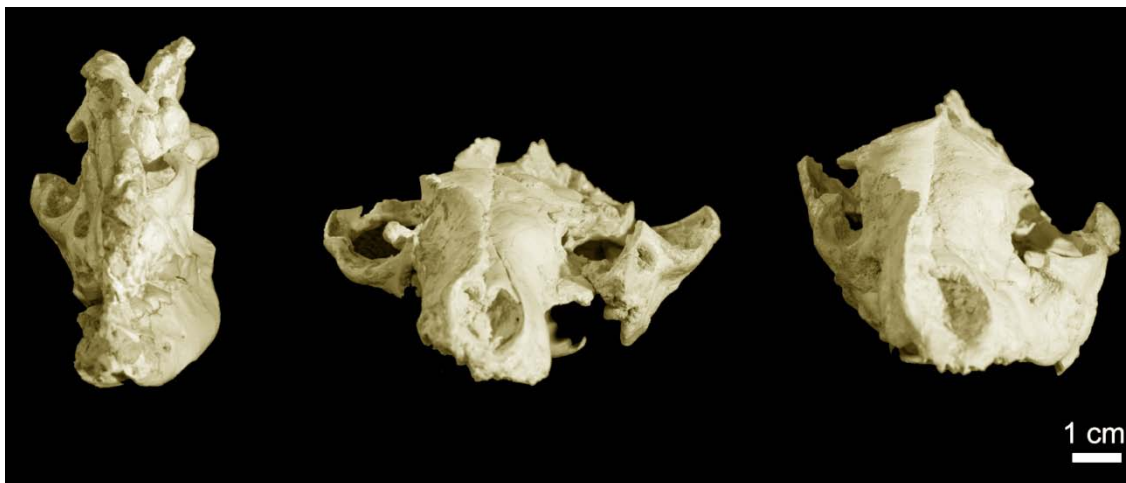


Figura 6.1.1. Deformación de tres cráneos de *Protictitherium crassum* del yacimiento Batallones 1: B-2804; B-2802; B-2889 (Domingo *et al.*, 2013).

A continuación se muestra en las figuras 6.1.2, 6.1.3 y 6.1.4 las fotografías de algunos cráneos de cada uno de los yacimientos de Batallones estudiados: Batallones 1, 3 y 10.



Figura 6.1.2. Vistas medial, ventral y dorsal del cráneo del yacimiento Batallones 1: BAT-1-02-E6-203. Estas vistas son aproximadas debido al grado de deformación del cráneo y la dificultad de realizar las correspondientes fotografías.



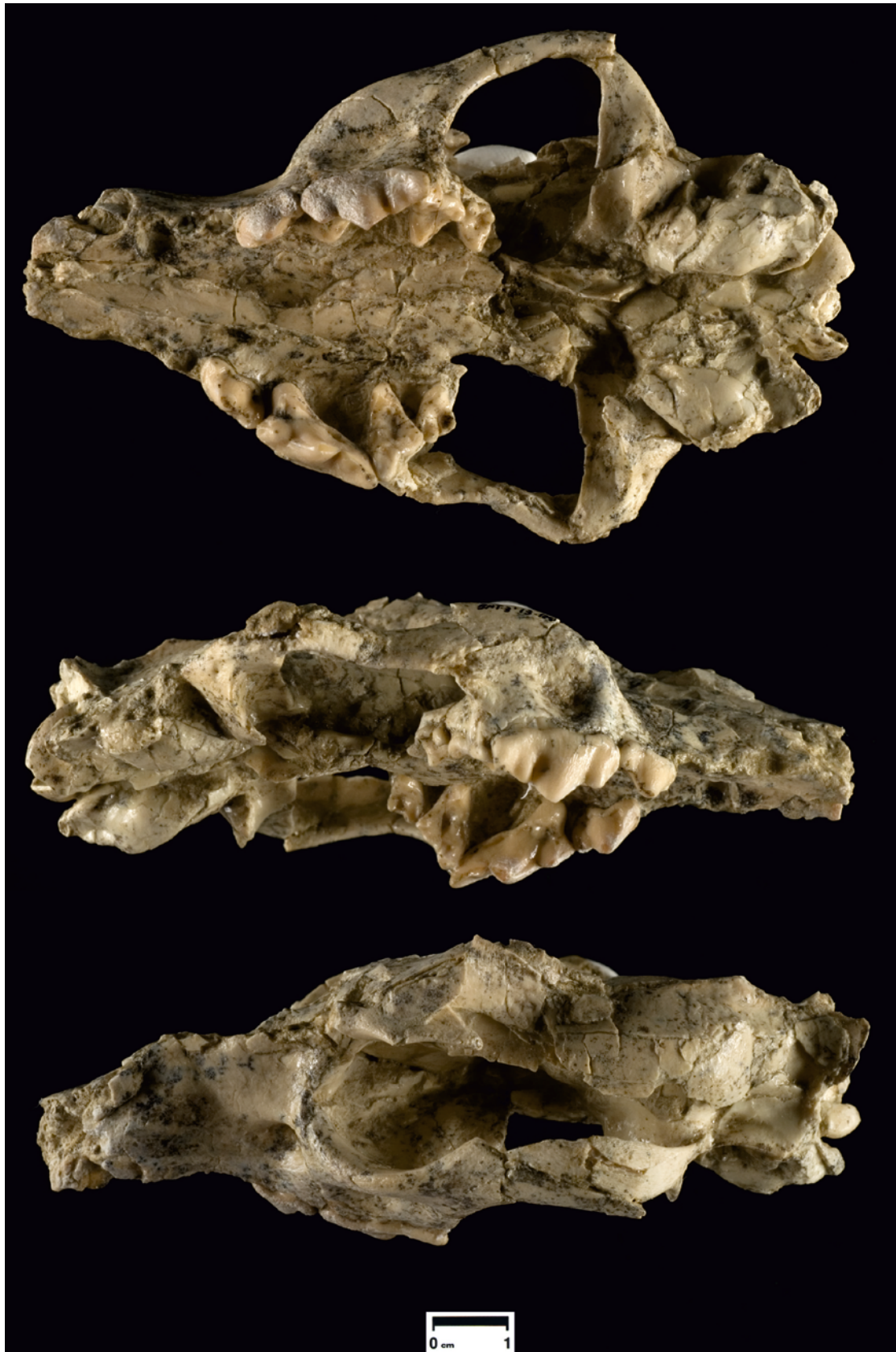


Figura 6.1.3. Cráneo del yacimiento Batallones 3: BAT-3'13-1261.  
Vistas ventral, medial y lateral.



Figura 6.1.4. Fragmento cráneo del yacimiento Batallones 10: BAT-10'12-D6-147.  
Vistas ventral y medial.

### 6.1.2. Región Auditiva

La bulla timpánica de *Protictitherium* en vista ventral tiene una forma ovoide, algo alargada, predominando el eje antero-posterior sobre el transversal y dispuesta casi en paralelo al eje sagital. El ángulo formado entre el eje longitudinal de la bulla y el eje del cráneo no sobrepasa los 15°. Se encuentra apoyada posteriormente en la apófisis paraoccipital, que sobrepasa en altura a la bulla y lateralmente por el área mastoidea, que está bastante desarrollada (Figuras 6.1.5 y 6.1.6). La zona posterior de la bulla está deprimida, probablemente coincidiendo con la separación entre la cámara anterior (ectotimpánica) y la posterior (entotimpánica). La cámara anterior está notablemente desarrollada en comparación con la posterior, ésta última queda parcialmente cubierta por la anterior y penetra en la región mastoidea (Figura 6.1.7).

En vista externa, la bulla tiene forma semiesférica, excepto por la constricción posterior señalada anteriormente. Destaca el meato auditivo externo muy extenso, que ocupa gran parte de la muralla lateral del ectotimpánico, que descansa sobre la cresta temporal sin que exista ningún tipo de conducto osificado o excrecencia ósea visible. La región mastoidea está ampliamente expuesta y contacta con el extremo ventral de la apófisis paraoccipital, el proceso mastoideo es de talla pequeña. El foramen estilomastoideo también es relativamente pequeño y se prolonga en la pared de la bulla mediante un canal corto y ancho. En el contacto de la bulla con el basioccipital en posición posterior se pueden observar tres forámenes distintos. El foramen *lacerum posterius* con un gran desarrollo, algo más anterior un pequeño foramen carotidiano y en posición antero-interna el foramen *Lacerum medius* fuertemente desarrollado.

Merece la pena destacar en este estudio al ejemplar BAT-1'03-D4-67 ya que se trata de un cráneo muy fragmentado pero que, sin embargo, nos ofrece la posibilidad de observar directamente la morfología del petroso y su relación con la bulla timpánica. Se conserva el petroso derecho incluido en el temporal y el petroso izquierdo aislado e incompleto (Figura 6.1.8). En vista ventral en el fragmento derecho se conserva el proceso retro-articular y parte del proceso cigomático. De la bulla timpánica solo queda las partes basales del ectotimpánico en su contacto con el petroso y la base del entotimpánico. La superficie ventral del *Promontorium* tiende a ser muy aguda, en la parte postero-lateral se abre la *Fenestra chlocheae* y, ligeramente separada, en posición más lateral se abre la *Fenestra vestibuli*, que es bastante más alargada. Anteriormente al *Promontorium* se sitúa la fosa para el músculo *Tensor tympani* que es bastante profunda y que se encuentra separada del *Recessus epytimpanicus* por un delgado tabique. Este tabique prácticamente ha desaparecido en el fragmento del petroso derecho pero es visible la base del mismo. En el petroso izquierdo el tabique se ha conservado mejor. Entre el *Recessus epytimpanicus* y la fosa para el músculo *Stapedialis* se sitúa el canal facial. El foramen postglenoideo es muy pequeño, casi imperceptible a simple vista. La fisura de Glaser está muy bien marcada. En

vista interna el meato acústico interno se sitúa en posición central, en el petroso izquierdo se aprecian perfectamente la entrada del canal facial y los orificios vestibulares. La fosa *subarcuata* tiene forma de media luna y es ancha y muy profunda.

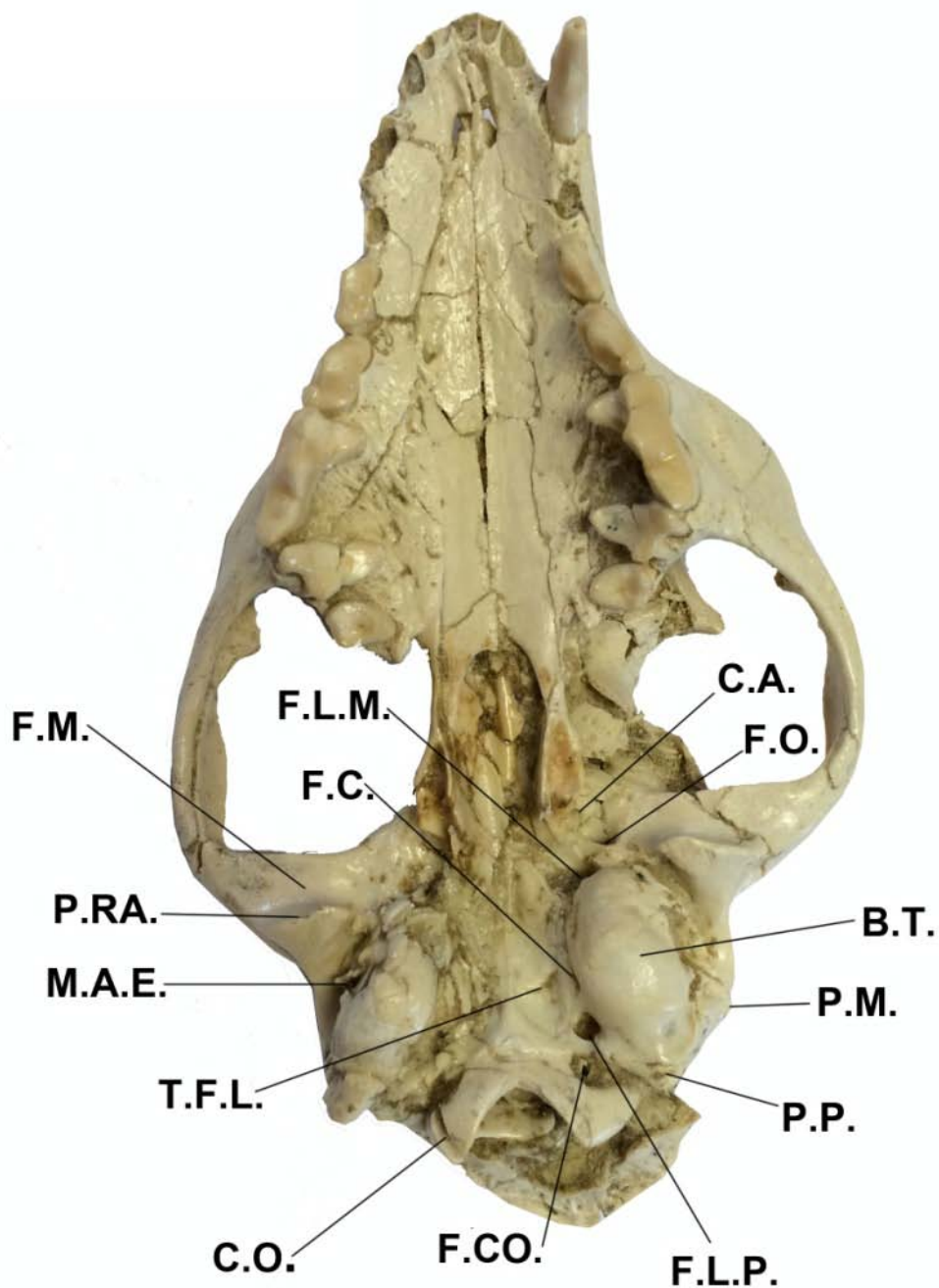


Figura 6.1.5. Cráneo de *Protictitherium crassum* (B-1990) del yacimiento de Batallones 1 en vista ventral. Abreviaturas: B.T.= Bulla timpánica, C.A.= Canal aliesfenoide, C.O.= Cóndilo occipital, F.C.= Foramen arteria carótida, F.CO.= Foramen condilar, F.L.M.= Foramen *lacerum medius*, F.L.P.= Foramen *lacerum posterius*, F.M.= Fosa mandibular, F.O.= Foramen oval, M.A.E.= Meato auditivo externo, P.M.= Proceso mastoideo, P.P. = Proceso paraoccipital, P.RA.= Proceso retroarticular, TFL= Tubérculo faríngeo lateral.

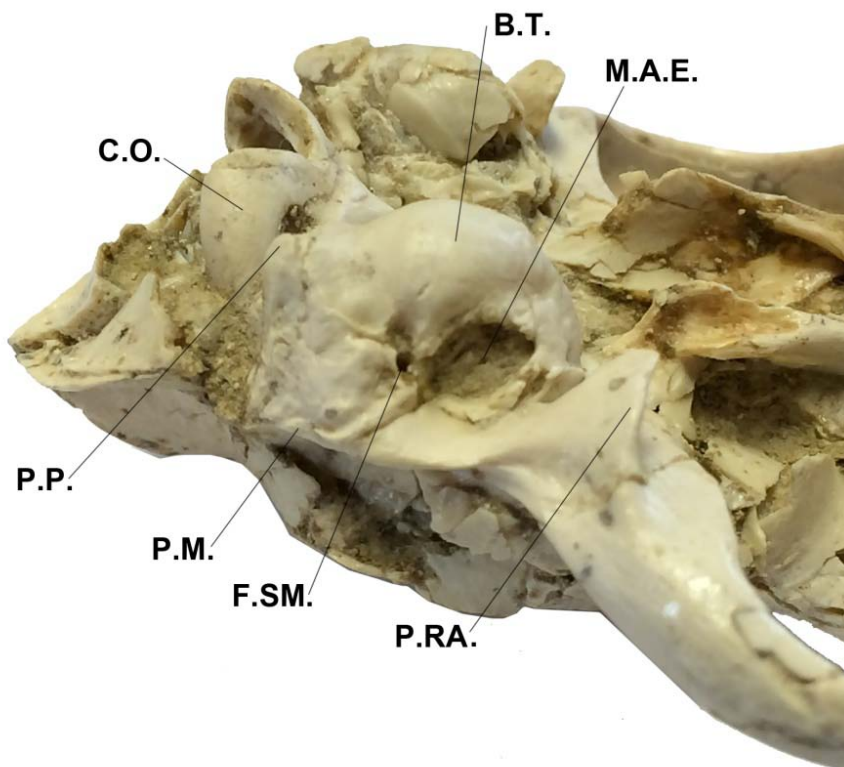


Figura 6.1.6. Detalle de la bulla timpánica de *Protictitherium crassum* (Cráneo B-1990) del yacimiento de Batallones 1 en vista lateral. Abreviaturas: B.T.= Bulla timpánica, C.O.= Cóndilo occipital, F.EM.= Foramen estilomastoideo, M.A.E.= Meato auditivo externo, P.M.= Proceso mastoideo, P.P. = Proceso paraoccipital, P.RA.= Proceso retroarticular.



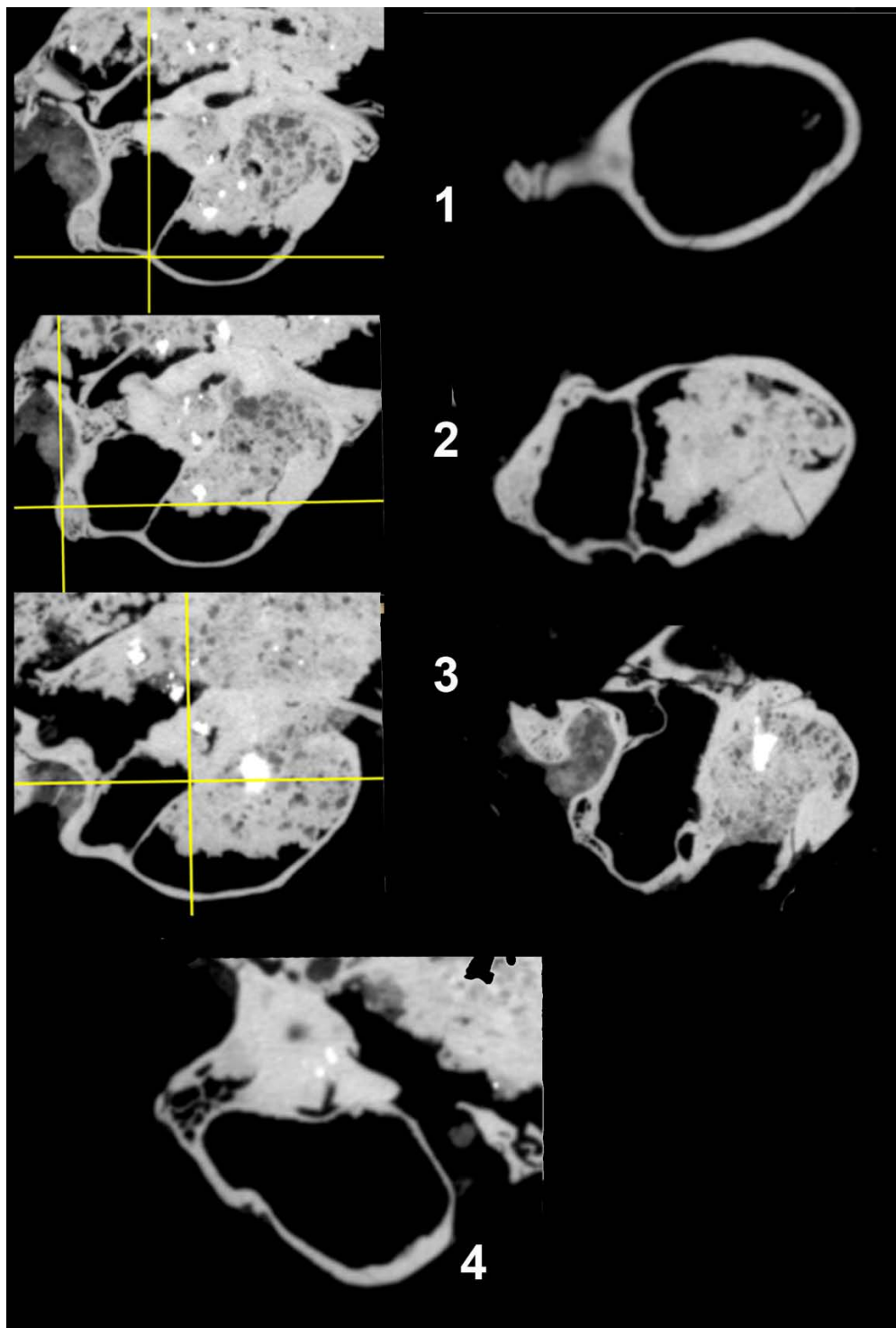


Figura 6.1.7. 1-3) Secciones seriadas sagitales (izquierda) y ventral (derecha) de la bulla timpánica izquierda del cráneo B-1990 de *Protictitherium crassum* del yacimiento de Batallones 1, y 4) Sección transversal de la bulla timpánica mostrando la posición del petroso obtenidas mediante un escáner Micro-CT Nikon XTH 160.

1) La sección solo muestra la cámara ectotimpánica, fuertemente desarrollada como es característico de los hiénidos.

2) Se observa el tabique de separación entre la cámara entotimpánica, parcialmente ocupada por el petroso y la cámara entotimpánica.

3) La sección solo muestra la cámara entotimpánica que queda cubierta anteriormente por el petroso.

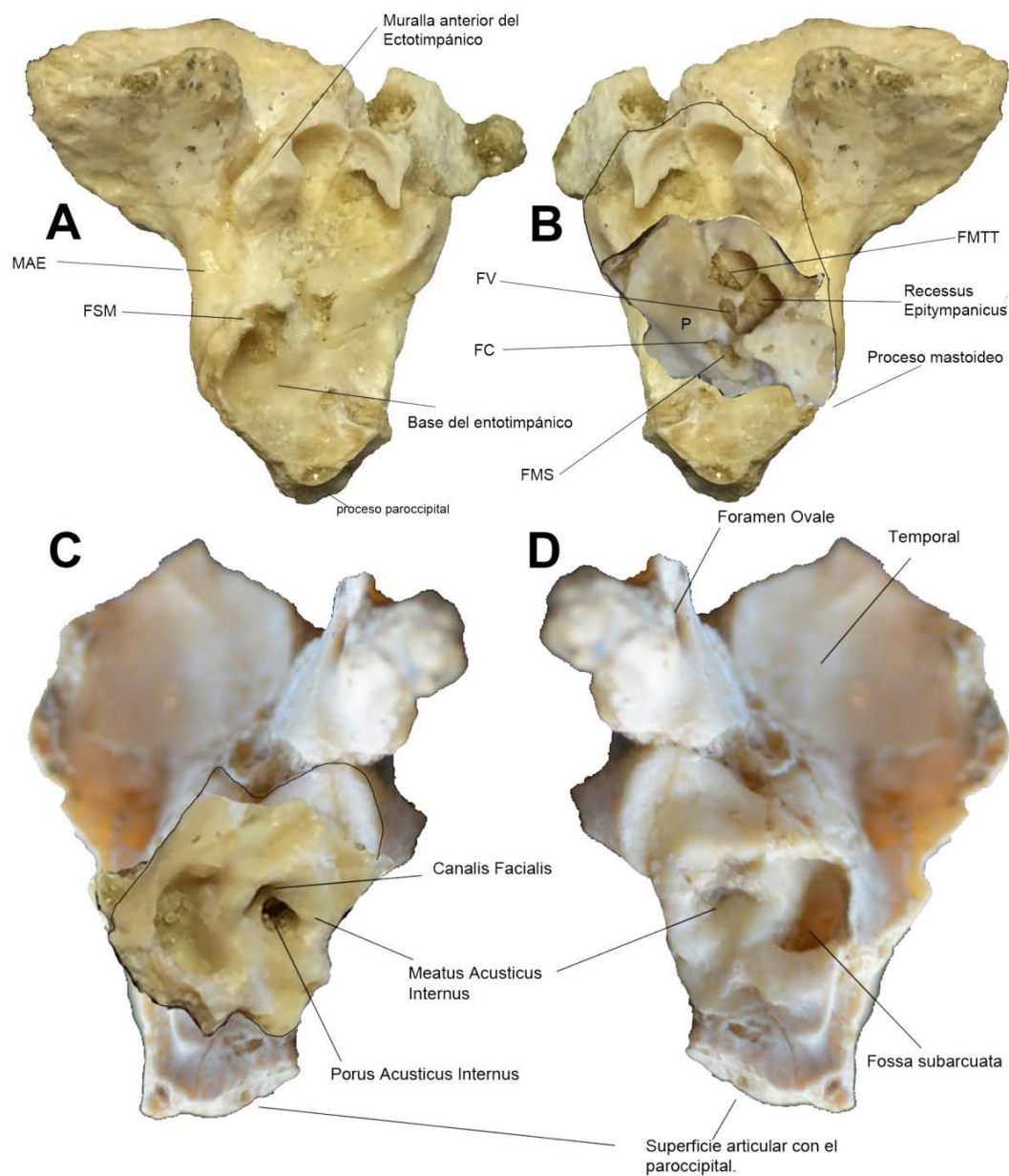


Figura 6.1.8. Región auditiva de *Protictitherium crassum* (Ejemplar BAT-1'03-D4-67) del yacimiento de Batallones 1.

A) Vista caudal del fragmento del lado derecho con el petroso completo y parte del hueso temporal, incluyendo el proceso retro-articular y la fosa mandibular. B) Imagen especular del fragmento derecho, en el que se superpone el petroso (incompleto) del lado izquierdo. C) Imagen especular del fragmento derecho en el que se superpone el petroso izquierdo, en vista dorsal (cerebral). D) Fragmento del lado derecho en vista dorsal.

Abreviaturas: FC= Canal facial, FMTT= Fosa para el músculo *Tensor tympani*, FSM= Foramen estilomastoideo, FV= Ventana vestibular, MAE= Meato auditivo externo y P= *Promontorium*.

## 6.2. MANDÍBULA

Se han estudiado un total de 52 hemimandíbulas de *Protictitherium crassum* provenientes de los yacimientos Batallones 1, Batallones 3, Batallones 5 y Batallones 10.

En el yacimiento de Batallones 1 se han documentado 28 ejemplares (16 izquierdas y 12 derechas), 22 se han localizado en el yacimiento de Batallones 3 (8 izquierdas y 14 derechas), 1 en Batallones 5 (derecha) y 1 en Batallones 10 (derecha).

Los números de inventario: BAT-3'05-687, BAT-3'09- SUP, BAT-3'11-1185, BAT-3'12-2143, y BAT-5'06-G12-74, corresponden a fragmentos de hemimandíbulas en las que no se ha podido realizar ningún tipo de medidas.

### 6.2.1. Descripción anatómica

La mandíbula está formada por una hemimandíbula derecha y otra izquierda, unidas por una zona rugosa que corresponde a la sínfisis mandibular. Estas hemimandíbulas están constituidas por un cuerpo y una rama mandibular.

El cuerpo mandibular muestra un mayor desarrollo dorso-ventral en su posición caudal que disminuye hacia la posición rostral, presentando un borde ventral ligeramente curvado. La mayor altura la alcanza bajo el nivel del m1.

En la cara medial en el margen rostral se sitúa la sínfisis mandibular, alargada y con una morfología elipsoidal, de manera que el borde rostral de la mandíbula forma un ángulo agudo con el borde ventral.

Además, en el cuerpo mandibular se localizan 2 forámenes mentonianos. El foramen rostral es mucho más grande que el foramen caudal. El primero de ellos está situado aproximadamente a nivel del p2, mientras que el segundo se encuentra a nivel del p3. Sin embargo, en algunas de las hemimandíbulas encontradas, como es el caso de las hemimandíbulas B-2776 (1) y (2), pertenecientes al mismo individuo, tan sólo aparece un foramen mentoniano de tamaño grande y situado a nivel del p2. También existe una hemimandíbula (B-2805) en la que se localizan más de dos forámenes mentonianos, dos de mayor tamaño situados verticalmente uno encima del otro a nivel del p2 y dos más pequeños situados a nivel del p3.

La rama mandibular presenta en su cara lateral la fosa masetérica que se extiende rostralmente hasta el nivel de la unión del m1 y m2. Esta fosa es fuerte y profunda y en ella se inserta el músculo *masseter*.

El proceso angular se sitúa en el extremo caudo-ventral de la rama mandibular.

El proceso condilar presenta una morfología subrectangular. Se sitúa por encima dorsalmente del proceso angular. Ambos procesos se encuentran alineados dorso-



ventralmente al mismo nivel. Se desarrolla en sentido latero-medial y articula con la fosa mandibular del cráneo.

En el proceso coronoideo se inserta parte del músculo *temporalis*. En las hemimandíbulas halladas en los yacimientos del Cerro de los Batallones este proceso presenta dos morfologías diferentes. La primera de ellas donde el proceso coronoideo se encuentra muy ligeramente orientado en sentido caudal con su borde dorsal redondeado, presentando una forma triangular en vistas medial y lateral. Y la segunda, en la que dicho proceso se prolonga de forma acentuada caudalmente, dando lugar a una cierta una convexidad en su margen dorsal y a una concavidad en su margen ventral. La mayoría de las hemimandíbulas presentan esta última morfología del proceso coronoideo. Este proceso se sitúa en posición mucho más rostral que los procesos angular y condilar.

En la unión de los procesos coronoideo y condilar se sitúa la incisura mandibular en cuya superficie medial se inserta el músculo *pterygoideus lateralis*.

En la cara medial se localiza el foramen mandibular que es alargado y presenta un tamaño medio. En las hienas actuales este foramen es de gran tamaño.

A continuación se adjuntan las tablas de las medidas descriptivas y las medidas realizadas a las hemimandíbulas de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones (Tabla 6.2.1 y 6.2.2). También se muestra en las figuras 6.2.1, 6.2.2 y 6.2.3 las fotografías de una hemimandíbula de cada uno de los yacimientos de Batallones estudiados: Batallones 1, 3 y 10.

|                      | N  | Rango | Mínimo | Máximo | Media   | Desviación estándar | Varianza |
|----------------------|----|-------|--------|--------|---------|---------------------|----------|
| L                    | 32 | 21,41 | 84,18  | 105,59 | 96,7450 | 6,24227             | 38,966   |
| Lc                   | 36 | 55,35 | 47,13  | 102,48 | 92,1089 | 9,42697             | 88,868   |
| Ld                   | 44 | 28,22 | 38,35  | 66,57  | 50,4595 | 4,34582             | 18,886   |
| Lp4-m1               | 42 | 17,09 | 39,56  | 56,65  | 47,3307 | 4,89463             | 23,957   |
| H1                   | 34 | 14,26 | 32,58  | 46,84  | 39,7985 | 2,89570             | 8,385    |
| H2                   | 36 | 7,15  | 13,70  | 20,85  | 17,3836 | 1,65995             | 2,755    |
| H3                   | 32 | 12,08 | 32,13  | 44,21  | 38,3838 | 3,21718             | 10,350   |
| Hc                   | 46 | 7,45  | 7,56   | 15,01  | 10,5885 | 1,30132             | 1,693    |
| Hp4-m1               | 46 | 6,19  | 11,80  | 17,99  | 15,3724 | 1,45174             | 2,108    |
| N válido (por lista) | 28 |       |        |        |         |                     |          |

Tabla 6.2.1. Tabla estadística descriptiva de la mandíbula de *Protictitherium crassum* de los yacimientos del Cerro de los Batallones 1, 3 y 10.

| SIGLA                | LADO | YACIMIENTO | L      | Lc     | Ld    | Lp4-m1 | H1    | H2    | H3    | Hc    | Hp4-m1 |
|----------------------|------|------------|--------|--------|-------|--------|-------|-------|-------|-------|--------|
| B-279                | DER  | BAT-1      | 100,5  | 98,22  | 51,91 | 54,2   | 42,81 | 18,54 | 42,84 | 10,7  | 15,6   |
| B-460                | DER  | BAT-1      | 102,94 | 94,27  | 52,63 | 49,7   | 39,44 | 18,21 | 42,92 | 11,56 | 17,99  |
| B-2544 d             | DER  | BAT-1      | 101,5  | 101,14 | 52,03 | 53,05  | 38,37 | 16,35 | 38,17 | 10,73 | 17,81  |
| B-2776 (2)           | DER  | BAT-1      | 99,8   |        | 50,61 |        | 37    |       | 37,86 | 10,88 | 14,88  |
| B-2804 Md            | DER  | BAT-1      | 94,82  | 93,22  | 38,35 | 41,59  | 40,06 | 16,58 | 36,53 | 9,72  | 14,38  |
| B-2805               | DER  | BAT-1      | 87,19  | 85,6   | 46,14 | 46,11  | 37,52 | 16,71 | 37,67 | 8,61  | 12,81  |
| B-2806               | DER  | BAT-1      | 100,24 | 98,48  | 55,47 | 54,14  | 39,08 | 16,96 | 39,11 | 10,06 | 15,4   |
| B-2863               | DER  | BAT-1      | 102,56 | 100,32 | 53,92 | 53,47  | 46,84 | 18,92 | 43,38 | 11,07 | 16,27  |
| B-5423               | DER  | BAT-1      | 89,93  | 84,54  | 47,67 | 45,85  | 36,38 | 16,83 | 36,38 | 9,73  | 14,82  |
| B-5461               | DER  | BAT-1      | 102,33 | 100,48 | 51,54 | 45,18  | 42,2  | 20,85 | 43,29 | 11,56 | 16,86  |
| BAT-1'01-C6-146      | DER  | BAT-1      | 99,65  | 93,55  | 51,22 | 49,37  | 40,38 | 18,22 | 41,44 | 11,04 | 15,51  |
| BAT-1'02-E6-207a     | DER  | BAT-1      | 99,33  | 95,8   | 51,24 | 43,62  | 39,14 | 18,26 | 39,28 | 10,62 | 14,84  |
| BAT-3'05-298-349-431 | DER  | BAT-3      | 86,1   | 85,41  | 51,35 | 39,56  | 32,58 | 15,18 | 32,97 | 11,44 | 13,87  |
| BAT-3'05-722         | DER  | BAT-3      |        |        | 47,93 | 43,1   | 35,55 | 18,16 | 36,19 | 9,55  | 14,25  |
| BAT-3'10-890         | DER  | BAT-3      |        | 97,51  | 52,61 | 55,24  |       |       |       | 11,23 | 15,21  |
| BAT-3'11-897         | DER  | BAT-3      |        |        |       |        | 40,11 | 16,06 | 38,05 |       | 16,91  |
| BAT-3'11-994         | DER  | BAT-3      | 84,18  | 81,3   | 42,51 | 43,21  | 35,72 | 13,7  | 32,13 | 9,49  | 13,22  |
| BAT-3'12-237         | DER  | BAT-3      |        |        | 45,01 | 42,13  |       |       |       | 7,56  | 11,8   |
| BAT-3'12-765         | DER  | BAT-3      | 94,31  | 92,42  | 51,01 | 48,06  | 36,69 | 16,62 | 35,36 | 9,49  | 14,75  |
| BAT-3'12-1066        | DER  | BAT-3      | 86,44  | 84,78  | 51,17 | 42,49  | 37,62 | 13,87 | 33,67 | 11,13 | 14,6   |
| BAT-3'12-1852        | DER  | BAT-3      | 88,52  | 86,49  | 47,98 | 46,76  | 43,84 | 16,32 | 36,57 | 12,92 | 14,79  |
| BAT-3'12-2187        | DER  | BAT-3      | 93,85  | 88,84  | 49,63 | 41,76  | 38,67 | 15,51 | 35,54 | 10,17 | 13,8   |
| BAT-3'13-427 d       | DER  | BAT-3      |        | 90,19  | 55,26 | 42,41  |       | 16,97 |       | 12,81 | 14,43  |
| BAT-10'13-D6-69      | DER  | BAT-10     | 97,65  | 93,07  | 49,61 | 48,88  | 43,65 | 17,84 | 38,44 | 10,55 | 15,87  |
| BAT-287 (12)         | IZQ  | BAT-1      |        |        | 44,95 |        |       |       |       | 9,17  | 13,34  |
| B-1449               | IZQ  | BAT-1      |        |        | 50,33 |        |       |       |       | 9,6   | 15,77  |
| B-1977               | IZQ  | BAT-1      | 96,34  | 91,89  | 51,18 | 48,79  | 39,46 | 18,3  | 40,11 | 12,08 | 15,88  |
| B-2378               | IZQ  | BAT-1      | 105,49 | 98,23  | 52,63 | 52,59  |       | 19,01 |       | 11,26 | 17,21  |
| B-2187               | IZQ  | BAT-1      | 99,68  | 97,4   | 51,23 | 54     | 41,28 | 19,21 | 41,7  | 10,44 | 16,01  |
| B-2378               | IZQ  | BAT-1      | 105,35 | 99,52  | 53,54 | 46,94  |       | 19,23 |       | 11,3  | 16,95  |
| B-2544 i             | IZQ  | BAT-1      |        | 102,48 | 51,41 | 46,5   | 38,58 | 18,76 | 39,22 | 10,09 | 16,39  |
| B-2776 (1)           | IZQ  | BAT-1      |        |        |       | 52,58  |       |       |       | 10,75 | 16,6   |
| B-2800 Mi            | IZQ  | BAT-1      | 96,9   | 95,3   | 52,88 | 43,12  | 42    | 15,64 | 36,74 | 12,32 | 16,98  |
| B-2804 Mi            | IZQ  | BAT-1      | 91,74  | 91,17  | 66,57 | 47,9   |       | 19,11 |       | 11    | 14,3   |
| B-3358               | IZQ  | BAT-1      |        | 90,59  | 45,32 | 48,94  | 42,63 |       |       | 9,64  | 15,72  |
| BAT-1'02-D5-85       | IZQ  | BAT-1      | 102,69 | 94,27  | 52,65 | 49,95  | 38,47 | 17,62 | 41,74 | 11,69 | 17,93  |
| BAT-1'02-D6-100      | IZQ  | BAT-1      |        |        | 51,35 | 56,65  |       |       |       | 10,77 | 16,32  |
| BAT-1'02-E6-207b     | IZQ  | BAT-1      | 103,26 | 99,25  | 55,44 | 47,56  | 38,29 | 18,6  | 38,81 | 10,56 | 14,81  |
| BAT-1'04-C4-54       | IZQ  | BAT-1      | 101,06 | 95,3   | 52,43 | 53,14  | 41,52 | 18,44 | 41,31 | 10,2  | 16,48  |
| BAT-1'04-E5-354      | IZQ  | BAT-1      | 105,59 | 98,4   | 53,94 | 54,7   | 44,53 | 20,05 | 44,21 | 10,74 | 17,14  |
| BAT-3'06-598         | IZQ  | BAT-3      |        | 47,13  | 47,13 | 41,02  | 41,6  |       |       | 10,06 | 15,11  |
| BAT-3'10-567         | IZQ  | BAT-3      |        |        |       |        |       |       |       | 10,13 |        |
| BAT-3'11-835         | IZQ  | BAT-3      | 90,91  | 90,08  | 48,61 | 40,02  | 40,32 | 17,09 | 36,3  | 10,64 | 14,93  |
| BAT-3'11-2216        | IZQ  | BAT-3      | 92,93  | 92,32  | 46,61 | 43,44  | 40,43 | 17,36 | 34,97 | 10,36 | 17,34  |
| BAT-3'12-1920        | IZQ  | BAT-3      | 92,06  | 86,96  | 46,32 | 40,76  | 40,39 | 16,09 | 35,38 | 7,58  | 13,35  |
| BAT-3'12-2799        | IZQ  | BAT-3      |        |        | 46,22 | 47,55  |       | 14,64 |       | 9,06  | 14,56  |
| BAT-3'13-427 i       | IZQ  | BAT-3      |        |        | 52,68 | 41,86  |       |       |       | 15,01 | 13,34  |

Tabla 6.2.2. Medidas en mm de la mandíbula de *Protictitherium crassum* de los yacimientos del Cerro de los Batallones 1, 3 y 10.



Figura 6.2.1. Vista lingual, bucal y oclusal de la hemimandíbula izquierda de *Protictitherium crassum* del yacimiento Batallones 1: BAT-1'02-D5-85.



Figura 6.2.2. Vista bucal, lingual y oclusal de la hemimandíbula derecha *Protictitherium crassum* del yacimiento Batallones 3: BAT-3'10-890.



Figura 6.2.3. Vista bucal, lingual y oclusal de la hemimandíbula derecha *Protictitherium crassum* del yacimiento Batallones 10: BAT-10'13-D6-69.

## **6.3. DENTICIÓN**

### **6.3.1. Descripción dentición superior**

La dentición superior tiene la fórmula dental: 3I; 1C; 4P; 2M.

#### **INCISIVOS**

Los incisivos superiores son de pequeño tamaño, con curvatura distal en dirección lingual. Aumentan de tamaño en sentido distal, siendo el I3 el de mayor tamaño. Presentan una corona muy afilada que acaba en una cúspide. La raíz es robusta y acaba en una punta gruesa y roma.

#### **CANINOS**

El canino superior es de mayor tamaño que el canino inferior, está ligeramente comprimido lateralmente y presenta curvatura distal.

Entre el I3 y el canino existe un pequeño espacio interalveolar.

#### **M1**

En vista oclusal el M1 es subtriangular, presentando el borde anterior un alargamiento mucho mayor que en el borde posterior.

La cúspide más importante la constituye el protocono que es lingual. Es alto y muy desarrollado con una morfología en punta de zueco.

En la parte anterior del diente se encuentra el parastilo con un enorme desarrollo de la plataforma o área paraestilar.

El metacono y paracono presentan una altura similar, ambos se encuentran ligeramente en línea longitudinalmente y separados por una inflexión central.

La cresta que une el paracónulo con el protocono es gruesa llegando a formar una cresta muy desarrollada y ancha, dejando a ambos lados depresiones muy pronunciadas y profundas. La depresión situada en la zona posterior es mayor que la situada en la parte anterior del diente.

En la base del protocono y en la zona lingual existen 2 cíngulos muy marcados.

(Figura 6.3.1).

#### **M2**

El M2 es mucho más pequeño que el M1 y en vista oclusal presenta un aspecto más subredondeado, siendo su borde anterior más alargado que el borde posterior.

La plataforma estilar se encuentra muy reducida.

El protocono, también en forma de punta de zueco está muy definido y desarrollado.

El metastilo es puntiagudo y de mayor altura que el paracónulo y metacónulo, aunque de altura similar al parastilo.

El metastilo, parastilo, al igual que el metacónulo y paracónulo se encuentran longitudinalmente en línea.

En la base del protocono en su borde lingual presenta 2 cíngulos bien definidos (Figura 6.3.1).

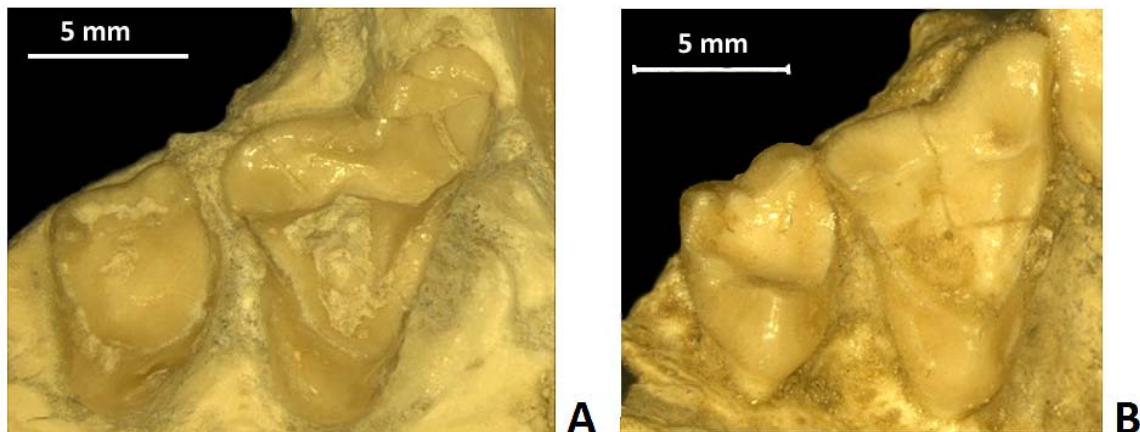


Figura 6.3.1. Vista oclusal del M1-M2 derechos de los cráneos B-2800 y B-2801 de *Protictitherium crassum* del yacimiento Batallones 1 (Escala 5 mm).

#### **P4**

Diente alargado, relativamente robusto con un protocono fuerte en forma de punta de zueco.

En vista oclusal presenta una morfología triangular con una longitud mayor que la anchura.

Su cúspide principal situada en la parte central del diente es el paracono, que forma una lámina afilada y cortante. El paracono, parastilo y metastilo se encuentran ligeramente alineados longitudinalmente, siendo de mayor tamaño el paracono. El parastilo es cónico y está bien definido. Se encuentra localizado en la parte anterior del diente, enfrente del protocono y con una altura similar a éste.

El paracono y el metastilo se encuentran separados por una incisión bien definida. El metastilo es alto y se sitúa en la parte posterior del diente.

Presenta un cíngulo que parte de la base del protocono hasta el parastilo. También muestra un cíngulo bucal aunque menos pronunciado.

Estos dientes poseen 3 raíces, la raíz posterior se dispone a la altura que marca el metastilo, y las otras dos anteriores bajo el parastilo y protocono (Figura 6.3.2).



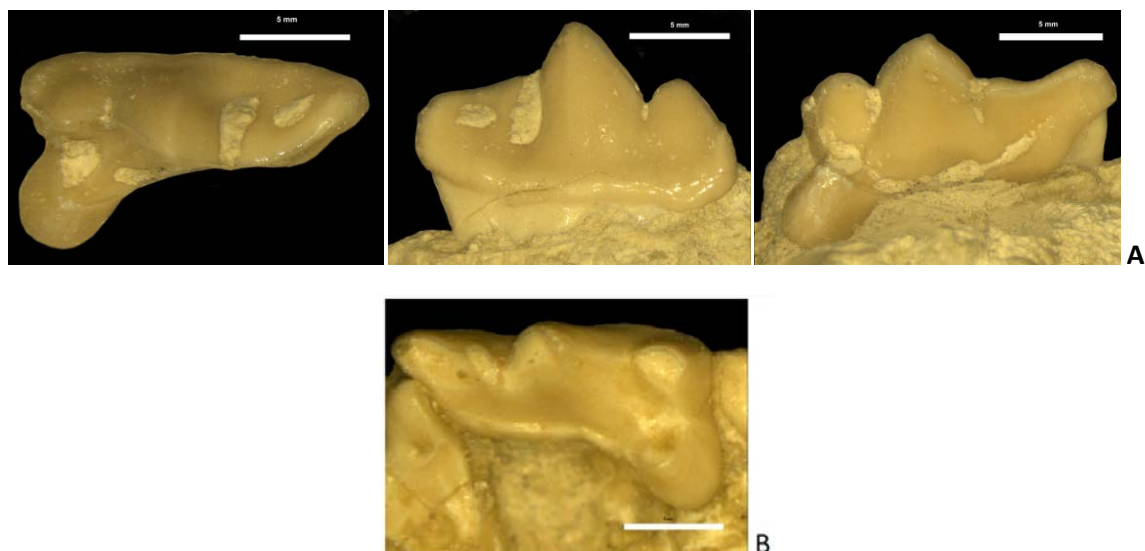


Figura 6.3.2. A. Vista oclusal, bucal y lingual del P4 izquierdo del cráneo BAT-3-518 de *Protictitherium crassum* del yacimiento Batallones 3. B. Vista oclusal del P4 derecho del cráneo B-2801 de *Protictitherium crassum* del yacimiento Batallones 1 (Escala 5 mm).

### P3 y P2

Presentan en vista oclusal una morfología alargada con un ligero ensanchamiento de la anchura en su borde lingual, lo que da lugar a la denominada plataforma basal lingual. El borde bucal es cóncavo.

En ambos dientes su cúspide principal es alta y cónica y con forma triangular en su vista lateral.

Presentan una cúspide accesoria posterior que en el P3 está bastante desarrollada.

La crista posterior forma un ángulo con la base del diente ligeramente más obtuso que la crista anterior.

Ambos dientes tienen un cóngulo bien definido en su borde lingual y muy tenue en su borde bucal (Figura 6.3.3).

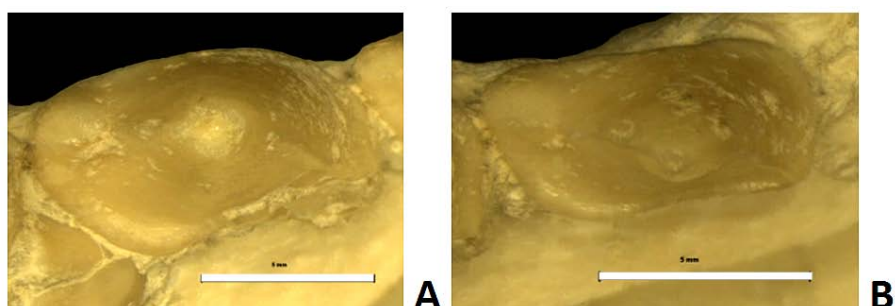


Figura 6.3.3. A. Vista oclusal del P3 derecho y B. P2 derecho del cráneo BAT-2800 de *Protictitherium crassum* del yacimiento Batallones 1 (Escala 5 mm).



## P1

En vista oclusal presenta una forma subredondeada con su borde bucal ligeramente cóncavo donde se sitúa la cúspide principal de pequeño tamaño y subtriangular. La parte lingual presenta una pequeña base o plataforma irregular.

No existe cúspide anterior ni anterior (Figura 6.3.4).



Figura 6.3.4. Vista bucal, lingual y oclusal del P1 derecho B-s.s. de *Protictitherium crassum* del yacimiento Batallones 1 (Escala 2 mm).

### 6.3.2. Descripción dentición inferior

La dentición inferior tiene la fórmula dental: 3i; 1c; 4p; 2m.

#### INCISIVOS

Los incisivos inferiores son de pequeño tamaño y están curvados distalmente.

#### CANINOS

El canino inferior presenta ligera compresión lateral y curvatura distal.

#### m2

El m2 presenta una morfología de la corona subredondeada y un tamaño relativamente pequeño con una única raíz. El borde posterior del diente es ligeramente más ancho que el anterior. Destacan el metacónido y el entocónido que presentan cúspides altas, afiladas y alineadas longitudinalmente entre sí.

El protocónido y paracónido son bajos y con alturas similares.

Hipocónido e hipoconúlido bien definidos y bajos, también con alturas similares. El entocónido es ligeramente más bajo que el metacónido.

El trigónido se encuentra separado del talónido en su borde lingual por un valle o depresión profunda (Figura 6.3.5).

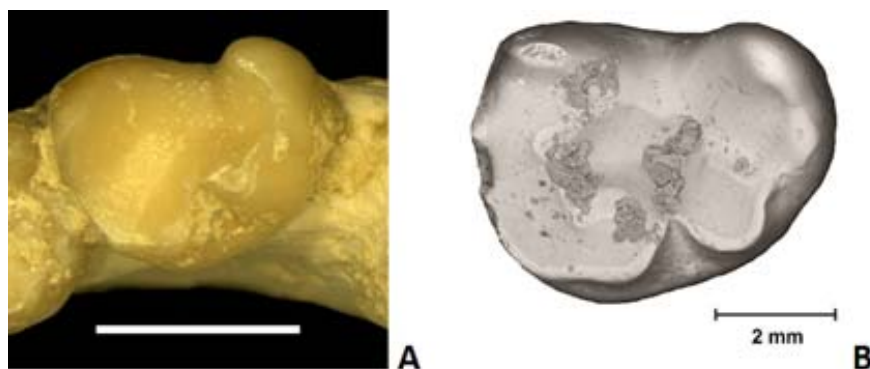


Figura 6.3.5. A. Vista oclusal del m2 izquierdo de la mandíbula BAT-1'02-D6-100 de *Protictitherium crassum* del yacimiento Batallones 1. (Escala 5 mm).

B. Vista oclusal del m2 izquierdo BAT-1-04-E4-219 de *Protictitherium crassum* del yacimiento Batallones 1. Fotografía microscopio electrónico Retrodispersado 32x. (Escala 2 mm).

### **m1**

La carniceira inferior presenta en vista oclusal una forma alargada con un talónido relativamente alto, en el que las cúspides están bien definidas y desarrolladas.

El borde bucal es cóncavo, mientras que el lingual es más irregular.

La separación entre talónido y trigónido está marcada por dos fuertes valles profundos tanto en su borde lingual como bucal.

#### **- Trigónido:**

El paracónido presenta una morfología en lámina cortante y se encuentra alineado longitudinalmente con el protocónido. La crístida anterior del paracónido está completamente vertical, mientras que la crístida posterior presenta, cuando no hay desgaste, un relieve algo irregular con una pequeña inflexión en su zona media.

El protocónido es más alto que el paracónido y conserva todavía un cierto aspecto piramidal. La crístida anterior del protocónido es más cortante que la crístida posterior.

La incisión (nocht) entre el protocónido y el paracónido es muy estrecha y profunda.

El metacónido es alto y afilado. Las crístidas anterior y posterior son lisas y ambas forman un ángulo fuertemente agudo con la base del diente.

#### **- Talónido:**

El talónido es importante y constituye un 37 % de la longitud del diente con respecto al trigónido.

El entocónido es más bajo que el metacónido y al igual que éste es afilado.

El hipocónido tiene forma cónica y es bajo.

Hipoconúlido marcado y ligeramente más bajo que el hipocónido.

El hipocónido y entocónido se encuentran enfrentados formando un triángulo bien definido, junto con el hipoconúlido, en la zona interior de estas tres cúspides se forma una pequeña depresión.

El diente está bordeado por un cíngulo lingual muy suave y un cíngulo bucal más marcado, sobre todo en la base del paracónido.

La hemimandíbula B-1977 presenta en su cara bucal un cíngulo muy desarrollado y fuertemente marcado (Figura 6.3.6).

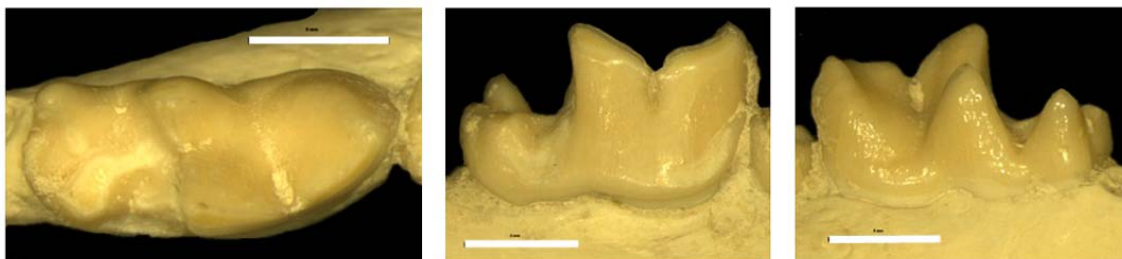


Figura 6.3.6. Vista oclusal, bucal y lingual del m1 derecho de la hemimandíbula BAT-1'01-C6-146 de *Protictitherium crassum* del yacimiento Batallones 1. (Escala 5 mm).

#### **p4**

Este diente está más desarrollado que el p3, p2 y p1.

En vista oclusal presenta forma alargada con su borde posterior redondeado y más ancho que el anterior.

Está compuesto por una cúspide principal ligeramente comprimida, y que ocupa la parte central del diente. La cúspide anterior está claramente individualizada y bien marcada con un perfil ligeramente redondeado. La cúspide posterior es ligeramente más alta. Entocónido e hipoconúlido bajos pero bien definidos.

Presenta un cíngulo lingual suave y otro bucal un poco más marcado (Figura 6.3.7).

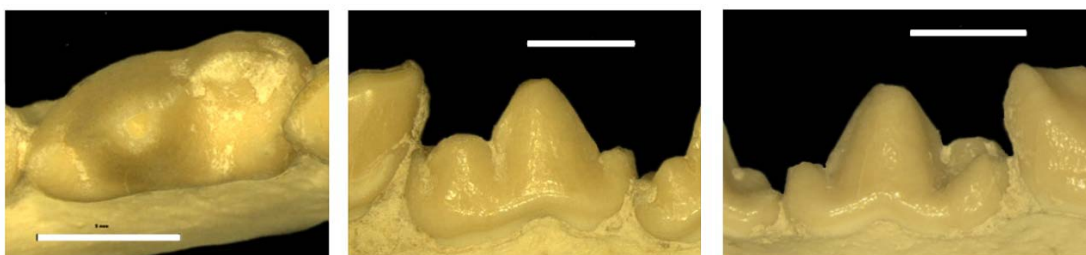


Figura 6.3.7. Vista oclusal, bucal y lingual del p4 derecho de la hemimandíbula BAT-1'01-C6-146 de *Protictitherium crassum* del yacimiento Batallones 1. (Escala 5 mm).

#### **p3**

En vista oclusal presenta una morfología alargada y, al igual que el p4, su borde posterior es más redondeado y ancho que el anterior.

Cúspide principal alta y con un perfil triangular en vista lateral. La cúspide anterior es baja y de pequeño tamaño. La cúspide anterior es pequeña pero más fuerte y desarrollada (Figura 6.3.8).

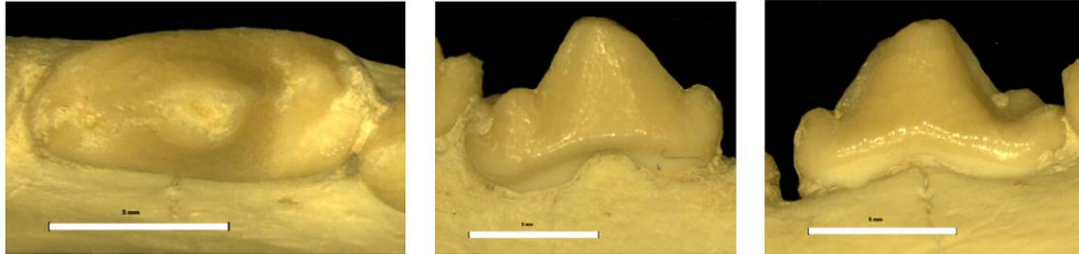


Figura 6.3.8. Vista oclusal, bucal y lingual del p3 derecho de la hemimandíbula BAT-1'01-C6-146 de *Protictitherium crassum* del yacimiento Batallones 1. (Escala 5 mm).

### **p2**

Diente alargado y estrecho con una cúspide principal alta y bien marcada y de perfil triangular en vista lateral.

Cúspide anterior casi inexistente. Cúspide posterior pequeña pero bien definida (Figura 6.3.9).

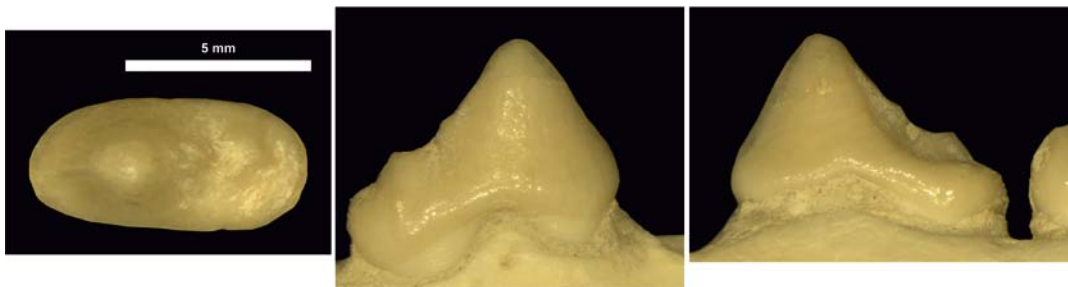


Figura 6.3.9. Vista oclusal, bucal y lingual del p2 derecho de la hemimandíbula BAT-1'01-C6-146 de *Protictitherium crassum* del yacimiento Batallones 1. (Escala 5 mm).

### **p1**

No se conserva ningún p1 en las hemimandíbulas recuperadas en el yacimiento de Batallones 1.

Los alveolos presentan una forma circular de muy pequeño tamaño y son uniradiculados

## 6.4. DISCUSIÓN SISTEMÁTICA

Los restos fósiles de *Protictitherium crassum* de los yacimientos del Cerro de los Batallones constituyen la mejor muestra de la especie (y por extensión del género) conocida hasta el momento. Por ello estos fósiles nos suministran una información única y muy precisa acerca de todo el esqueleto craneal y postcraneal de la especie. Además, esta extensa información proviene principalmente de dos yacimientos diferentes (Batallones 1 y 3 más una pequeña muestra de otros yacimientos del cerro, como Batallones 10) que presentan una edad ligeramente diferente, lo que aumenta su interés por la comparación de dos posibles poblaciones (variabilidad intraespecífica) y para conocer la evolución de la especie a una escala menor.

### 6.4.1. Dentición

A partir de las medidas de la dentición se han realizado dos gráficos de dispersión para el m1 (este molar, al ser fácilmente identificable, suele estar correctamente determinado y figurado en la bibliografía) relacionando en primer lugar la longitud máxima del diente (L) con la anchura máxima del diente (A) (Figura 6.4.1) y en segundo lugar la longitud (L) con la anchura del talónido (Figura 6.4.2).

Los resultados obtenidos confirman que para las medidas del m1 no existen unas diferencias muy marcadas entre las poblaciones de los yacimientos de Batallones 1 y Batallones 3, aunque si se observa que la longitud es mayor en los m1 de BAT-1 con respecto a los de BAT-3, al mismo tiempo que se observa que la anchura del talónido es significativamente menor en los m1 de BAT-1. No obstante, existe un amplio solapamiento entre las dos poblaciones en ambos análisis. Por lo tanto, morfológicamente no se encuentran diferencias significativas entre los ejemplares de ambas poblaciones, por lo que el significado taxonómico de estas diferencias debe de ser contemplado con precaución, pudiendo estar relacionado con pequeños cambios ambientales que habrían podido influir en la talla de los individuos y, por ello, de la dentición.

Un resultado relevante que se puede observar en estos gráficos es la obtención de un rango de variabilidad métrica para la dentición de esta especie, criterio utilizado casi de manera general para determinar la mayoría de las especies del género *Protictitherium*. En Batallones 1, localidad en que la muestra es mayor, el rango de variación de las dimensiones del m1 es muy amplio, en el caso de la anchura puede acercarse al 30 % y en longitud entre el 20-25 %. Es evidente que el dimorfismo sexual podría jugar un papel importante en esta variabilidad pero, dada la distribución relativamente uniforme de los tamaños, parece claro que existe una variabilidad individual no dependiente del sexo de los individuos.

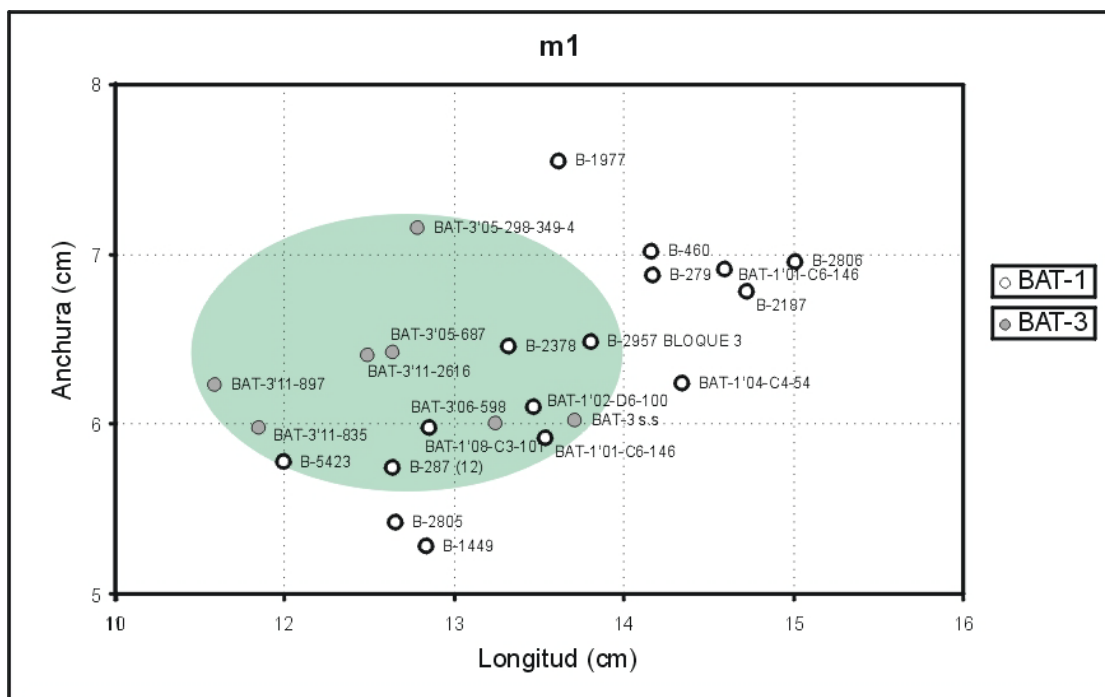


Figura 6.4.1. Gráfico L/A del m1 de *Protictitherium crassum* del yacimiento de Batallones-1 comparándolo con Batallones-3 (área sombreada) (escala en mm).

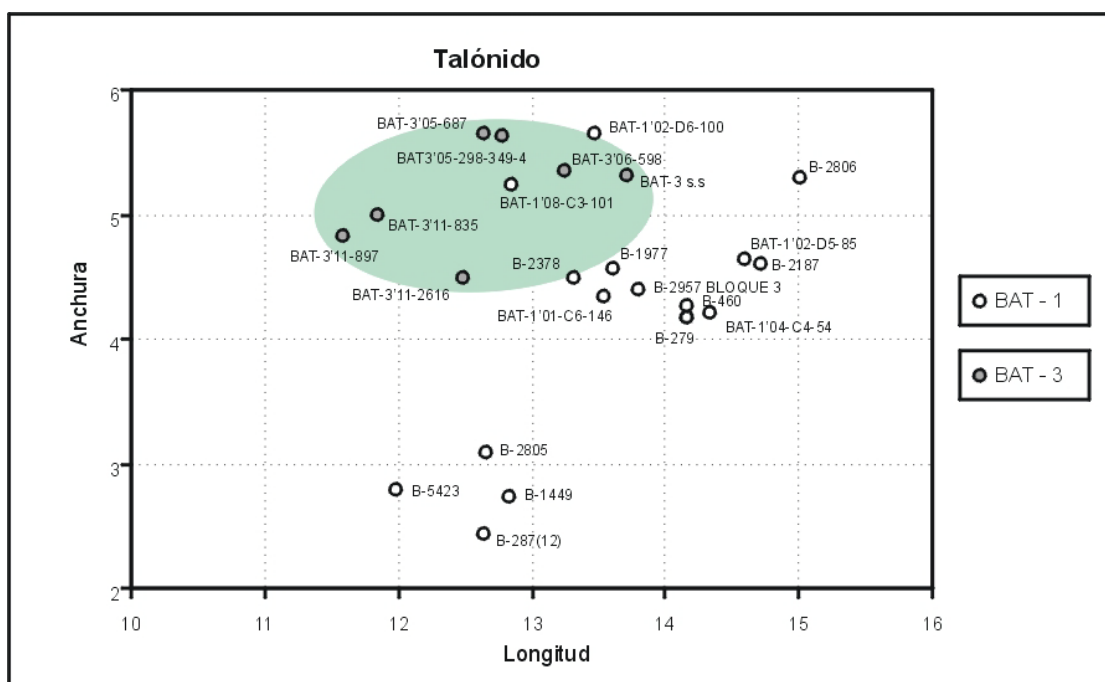


Figura 6.4.2. Gráfico L/A del talónido del m1 de *Protictitherium crassum* del yacimiento de Batallones 1 comparándolo con Batallones-3 (área sombreada) (escala en mm).

A continuación se adjunta la tabla de medidas de los m1 de *Protictitherium crassum* de los yacimientos los Batallones 1 y 3 (Tabla 6.4.1). Además, se anexa otra tabla (Tabla 6.4.2) con las medidas del m1 de la misma especie documentados en otros yacimientos, en esta última también se han incluido otras especies afines e incluso dos especies actuales para su comparación.

Debemos hacer notar que en estas tablas tan sólo se ha incluido los m1 con menos desgaste, ya que se da mucha importancia a las alturas de las cúspides, tanto del trigónido como del talónido.

| SIGLA                | LADO      | L      | A     | L'Talónido | A Talónido | h PROTOCÓNIDO | h PARACÓNIDO | h METACÓNIDO | h ENTOCÓNIDO | h HIPOCÓNIDO | h HIPOCONULIDO | Ángulo alfa |
|----------------------|-----------|--------|-------|------------|------------|---------------|--------------|--------------|--------------|--------------|----------------|-------------|
| B-279                | Derecho   | 14,17  | 6,873 | 5,087      | 4,176      | 8,933         | 8,272        | 6,701        |              | 4,943        | 4,371          | 48,235      |
| B-287 (12)           | Izquierdo | 12,642 | 5,74  | 4,14       | 2,433      | 6,314         | 6,078        | 4,857        | 3,688        | 2,389        | 3,114          | 31,797      |
| B-460                | Derecho   | 14,163 | 7,017 | 5,202      | 4,262      | 8,466         | 7,85         | 5,862        | 6,05         |              | 5,481          | 41,049      |
| B-1449               | Izquierdo | 12,836 | 5,281 | 4,52       | 2,734      | 7,074         | 6,056        | 5,116        | 4,434        | 3,43         | 4,197          | 37,109      |
| B-1977               | Izquierdo | 13,618 | 7,548 | 4,929      | 4,57       | 8,753         | 8,43         | 6,63         | 6,299        | 4,42         | 4,994          | 40,297      |
| B-2187               | Izquierdo | 14,723 | 6,78  | 5,848      | 4,592      | 9,105         | 8,553        | 6,53         | 6,228        | 4,649        | 4,8            | 44,881      |
| B-2378               | Izquierdo | 13,323 | 6,457 | 5,252      | 4,485      | 6,823         | 6,393        | 5,74         | 5,309        | 4,004        | 4,434          | 34,659      |
| B-2805               | Derecho   | 12,656 | 5,417 | 4,442      | 3,078      | 6,565         | 5,646        | 5,123        | 4,025        | 3,006        | 3,602          | 42,682      |
| B-2806               | Derecho   | 15,009 | 6,952 | 5,381      | 5,295      | 8,143         | 7,885        | 7,196        | 4,836        | 4,328        | 5,64           | 49,576      |
| B-5423               | Derecho   | 11,996 | 5,776 | 4,247      | 2,777      | 6,271         | 6,067        | 5,044        | 3,903        | 1,98         | 3,372          | 38,45       |
| BAT-1'01-C6-146      | Derecho   | 13,539 | 5,912 | 4,247      | 4,333      | 8,258         | 8,38         | 5,998        | 5,826        | 4,41         | 4,484          | 37,482      |
| BAT-1'02-D5-85       | Izquierdo | 14,6   | 6,909 | 6,127      | 4,63       | 8,086         | 8,344        | 5,926        | 6,723        |              | 5,209          | 38,696      |
| BAT-1'02-D6-100      | Izquierdo | 13,475 | 6,098 | 4,506      | 5,639      | 8,215         | 8,086        | 6,055        | 5,546        | 3,946        | 4,14           | 47,993      |
| BAT-1'04-C4-54       | Izquierdo | 14,342 | 6,235 | 5,524      | 4,204      | 8,394         | 8,185        | 6,098        | 4,943        | 3,817        | 3,623          | 44,53       |
| BAT-1'08-C3-101      | Derecho   | 12,86  | 5,98  | 5,54       | 5,23       | 5,57          | 5,48         | 4,2          | 3,98         | 1,78         | 3,6            | MEDIR       |
| B-2957 BLOQUE 3      | Izquierdo | 13,811 | 6,486 | 3,688      | 4,391      | 7,777         | 7,175        | 6,242        | 5,626        | 4,965        | 4,923          | 36,234      |
| BAT-3'05-724         | Derecho   | 13,71  | 6,02  | 5,52       | 5,31       | 8,9           | 7,5          | 6,54         | 5,14         | 4,13         | 4,59           | 48,19       |
| BAT-3'05-298-349-431 | Derecho   | 12,79  | 7,15  | 4,7        | 5,62       | 8,5           | 7,91         | 6,4          | 5,54         | 4,68         | 4,73           | 48,58       |
| BAT-3'05-687         | Izquierdo | 12,64  | 6,42  | 4,99       | 5,64       | 6,34          | 6,92         | 6,89         | 6,5          | 4,56         | 5,04           |             |
| BAT-3'06-598         | Izquierdo | 13,25  | 6     | 5,4        | 5,35       |               | 7,39         | 6,5          | 6,26         | 4,26         | 5,11           |             |
| BAT-3'11-835         | Izquierdo | 11,85  | 5,98  | 4,59       | 4,99       | 6,87          | 6,63         | 4,58         | 3,48         | 2,63         | 3,65           | 40,72       |
| BAT-3'11-897         | Derecho   | 11,59  | 6,23  | 5,06       | 4,83       | 6,16          | 4,87         | 4,59         | 4,35         |              |                |             |
| BAT-3'11-2616        | Izquierdo | 12,49  | 6,4   | 5,39       | 4,48       | 5,13          | 5,41         | 6,11         | 5,51         |              |                |             |

Tabla 6.4.1. Medidas de los m1 de los yacimientos del Cerro de los Batallones 1 y 3 (en mm).

| SIGLA                      | LADO      | L      | A     | L Talónido | A Talónido | h PROTOCÓNIDO | h PARACÓNIDO | h METACÓNIDO | h ENTOCÓNIDO | h HIPOCÓNIDO | h HIPOCÓNULIDO | Ángulo alfa |
|----------------------------|-----------|--------|-------|------------|------------|---------------|--------------|--------------|--------------|--------------|----------------|-------------|
| Can Ponsic s.s             | Izquierdo | 12,021 | 6,034 | 3,875      | 3,386      | 6,938         | 6,532        | 4,879        | 4,333        | 3,968        | 3,394          | 36,242      |
| La Grive                   | Derecho   | 12,555 | 6,091 | 3,322      | 3,006      | 8,208         | 7,462        | 5,481        | 3,817        | 3,451        | 3,308          | 39,545      |
| LVF-44                     | Izquierdo | 13,022 | 6,242 | 3,803      |            | 6,766         | 6,134        | 4,326        | 4,362        | 3,551        | 3,767          |             |
| s.s 2 LVF                  | Derecho   | 12,855 | 6,206 | 4,843      | 6,013      | 8,402         | 7,541        | 6,249        | 4,821        | 4,333        | 3,731          |             |
| s.s 3 LVF                  | Izquierdo | 13,94  | 6,385 | 4,714      | 6,285      | 9,205         | 8,552        | 4,377        | 5,259        | 4,879        | 5,116          |             |
| LVF-x-26-6-78690           | Derecho   | 12,93  | 6,51  | 4,51       | 4,63       | 8,45          | 7,23         | 6            | 3,96         | 3,1          | 3,24           | 57,6        |
| LVF-3755 / MNCN-66370      | Izquierdo | 11,06  | 5,03  | 3,8        | 4,35       | 7,42          | 6,86         | 5,09         | 4,14         | 4,03         | 3,32           | 49,09       |
| LVF / MNCN-66372           | Derecho   | 13,05  | 5,63  | 5,49       | 4,15       | 6,61          | 5,88         |              | 4,1          |              |                | 45,74       |
| LVF / MNCN-66375           | Derecho   | 11,77  | 5,76  | 4,24       | 5,52       | 8,25          | 6,77         | 5,35         | 4,43         | 4,81         | 3,99           | 42,26       |
| LVF / MNCN-66390           | Derecho   | 12,44  | 5,49  | 4,19       | 4,36       | 7,23          | 7            | 4,74         | 3,53         | 2,92         | 3,07           | 51,76       |
| LVF-C3/1-35 / MNCN-66409   | Izquierdo | 13,22  | 5,93  | 4,62       | 5,42       | 8,35          | 8,26         | 6,37         | 5,49         | 4,74         | 4,5            | 49,89       |
| LVF / MNCN-66484           | Izquierdo | 12,86  | 6,4   | 4,6        | 5          | 8             | 6,43         | 5,47         | 4,51         | 4,15         | 4,03           | 45,92       |
| LVF / MNCN-66489           | Izquierdo | 11,72  | 5,18  | 4,43       | 4,31       | 7,35          | 6,39         | 5,01         |              | 4,18         | 3,24           | 44          |
| Can Llob. IPS 11413-CLL-16 | Izquierdo | 14,091 | 8,308 | 3,343      | 4,133      | 8,911         | 7,993        | 5,876        | 5,668        | 4,922        | 4,735          | 43,747      |
| Can Llob. IPS 11414-CLL-1  | Izquierdo | 14,72  | 6,31  | 5,9        | 5,32       | 8,35          | 7,7          | 5,53         | 4,84         | 4,28         | 4,33           |             |
| Can Llob. IPS 11419-CLL-16 | Derecho   |        | 6,25  |            |            |               | 6,32         | 5,02         |              |              |                |             |
| TOR-3A-320'98              | Derecho   | 12,233 | 6,55  | 3,681      |            | 7,139         | 6,708        | 5,34         | 4,348        | 3,903        | 3,243          | 46,196      |
| Arroyo del Val AR001 IZQ   | Izquierdo | 12,089 | 5,754 | 3,925      |            | 7,577         | 6,773        | 4,757        | 4,47         | 3,702        | 3,774          |             |
| Arroyo del Val AV-502      | Izquierdo | 11,81  | 6,149 | 3,71       | 3,279      | 8,172         | 6,335        | 4,369        | 4,742        | 4,054        | 4,183          | 43,995      |
| m1Arroyo del Val DER       | Derecho   | 12,003 | 5,546 | 4,283      | 5,41       | 7,34          | 6,766        | 4,563        | 4,563        | 3,559        | 3,38           |             |
| <i>Genetta genetta</i>     | Izquierdo | 7,25   | 3,59  | 3,16       | 2,83       | 5,37          | 4,4          | 3,18         | 1,74         | 2,28         | 2,05           | 51          |
| <i>Herpestes ichneumon</i> | Izquierdo | 8,79   | 4,92  | 3,17       | 3,41       | 6,63          | 5,4          | 4,3          | 3,76         | 3,59         | 3,16           | 46,43       |

Tabla 6.4.2. Medidas de m1 de otros yacimientos neógenos (en mm).

A continuación se muestran las tablas con los valores de longitud y anchura de los m1, p4, p3 y p2 de los ejemplares de varias especies atribuidas al género *Protictitherium* en distintos yacimientos euroasiáticos (Tablas 6.4.3, 6.4.4, 6.4.5 y 6.4.6). Después se presentan los gráficos con la distribución de estas medidas, mostrando la relación Longitud/Anchura de las mismas (Figuras 6.4.3, 6.4.4, 6.4.5 y 6.4.6). Los datos de las especies descritas fuera de la Península Ibérica se han obtenido a partir de sus respectivas publicaciones científicas (Schmidt-Kittler, 1976; Koufos, 1980 y 2011; Bonis y Koufos, 1991).



| SIGLA                            | Yacimiento                    | L      | A     |
|----------------------------------|-------------------------------|--------|-------|
| B-279                            | BAT-1                         | 14,17  | 6,873 |
| B-287 (12)                       | BAT-1                         | 12,642 | 5,74  |
| B-460                            | BAT-1                         | 14,163 | 7,017 |
| B-1449                           | BAT-1                         | 12,836 | 5,281 |
| B-1977                           | BAT-1                         | 13,618 | 7,548 |
| B-2187                           | BAT-1                         | 14,723 | 6,78  |
| B-2378                           | BAT-1                         | 13,323 | 6,457 |
| B-2805                           | BAT-1                         | 12,656 | 5,417 |
| B-2806                           | BAT-1                         | 15,009 | 6,952 |
| B-5423                           | BAT-1                         | 11,996 | 5,776 |
| BAT-1'01-C6-146                  | BAT-1                         | 13,539 | 5,912 |
| BAT-1'02-D5-85                   | BAT-1                         | 14,6   | 6,909 |
| BAT-1'02-D6-100                  | BAT-1                         | 13,475 | 6,098 |
| BAT-1'04-C4-54                   | BAT-1                         | 14,342 | 6,235 |
| BAT-1'08-C3-101                  | BAT-1                         | 12,86  | 5,98  |
| B-2957                           | BAT-1                         | 13,811 | 6,486 |
| BAT-3'05-724                     | BAT-3                         | 13,71  | 6,02  |
| BAT-3'05-298-349-431             | BAT-3                         | 12,79  | 7,15  |
| BAT-3'05-687                     | BAT-3                         | 12,64  | 6,42  |
| BAT-3'06-598                     | BAT-3                         | 13,25  | 6     |
| BAT-3'11-835                     | BAT-3                         | 11,85  | 5,98  |
| BAT-3'11-897                     | BAT-3                         | 11,59  | 6,23  |
| BAT-3'11-2616                    | BAT-3                         | 12,49  | 6,4   |
| SS                               | Can Ponsic                    | 12,021 | 6,034 |
| LVF-44                           | Los Valles de Fuentidueña     | 13,022 | 6,242 |
| SS 2 LVF                         | Los Valles de Fuentidueña     | 12,855 | 6,206 |
| SS 3 LVF                         | Los Valles de Fuentidueña     | 13,94  | 6,385 |
| LVF-x-26-6-78 690                | Los Valles de Fuentidueña     | 12,93  | 6,51  |
| LVF-37 55 / MNCN-66370           | Los Valles de Fuentidueña     | 11,06  | 5,03  |
| LVF / MNCN-66372                 | Los Valles de Fuentidueña     | 13,05  | 5,63  |
| LVF / MNCN-66375                 | Los Valles de Fuentidueña     | 11,77  | 5,76  |
| LVF / MNCN-66390                 | Los Valles de Fuentidueña     | 12,44  | 5,49  |
| LVF-C3/1-35 / MNCN-66409         | Los Valles de Fuentidueña     | 13,22  | 5,93  |
| LVF / MNCN-66484                 | Los Valles de Fuentidueña     | 12,86  | 6,4   |
| LVF / MNCN-66489                 | Los Valles de Fuentidueña     | 11,72  | 5,18  |
| IPS 11413-CLL-16                 | Can Llobateras                | 14,1   | 8,31  |
| IPS 11414-CLL-1                  | Can Llobateras                | 14,72  | 6,31  |
| IPS 11414-CLL-3                  | Can Llobateras                | 12,56  | 5,63  |
| TOR-3A-320'98                    | Toril                         | 12,233 | 6,55  |
| AR001 IZQ                        | Arroyo del Val                | 12,089 | 5,754 |
| AV-502                           | Arroyo del Val                | 11,81  | 6,149 |
| SS                               | Arroyo del Val                | 12,003 | 5,546 |
| SS                               | Santiga                       | 17,18  | 7,86  |
| S-12                             | Santiga                       | 12,66  | 6,57  |
| SS                               | Hostalets de Pierola inferior | 11,19  | 5     |
| SS                               | Hostalets de Pierola inferior | 15,42  | 6,61  |
| SS                               | Hostalets de Pierola inferior | 14,27  | 6,2   |
| S-22                             | Hostalets de Pierola inferior | 10,75  | 5,15  |
| S-2043                           | Hostalets de Pierola inferior | 14,46  | 6,3   |
| <i>P. gaillardi</i> CB           | Castell de Barberá            | 13,67  | 6,54  |
| <i>P. gaillardi</i> SS           | Can Bayona                    | 13,6   | 6,2   |
| SS                               | Mesegar                       | 9,41   | 4,75  |
| SS                               | La Retama                     | 8,93   | 4,12  |
| <i>P. crassum</i>                | La Grive 1                    | 12,555 | 6,091 |
| <i>P. gaillardi</i> LGR1353 TYPE | La Grive 2                    | 11,32  | 5,55  |
| <i>P. crassum</i> PNT-68         | Pentalophos                   | 12,5   | 6     |
| <i>P. crassum</i> PNT-1          | Pentalophos                   | 12,5   | 5,6   |
| <i>P. crassum</i>                | Dytiko                        | 13,4   | 6,2   |
| <i>P. crassum</i>                | Sofka                         | 12,9   | 6,5   |
| <i>P. crassum</i>                | Akçköy                        | 12,7   | 5,4   |
| <i>P. intermedium</i>            | Çandır                        | 9,7    | 4,4   |
| <i>P. cingulatum</i>             | Yeni Eskisihhar               | 10,2   | 4,8   |
| <i>P. thessalonikensis</i>       | Ravin de la Pluie             | 11,4   | 5     |

Tabla 6.4.3. Tabla de las medidas del m1 del género *Protictitherium* del yacimiento de Batallones 1 y 3 y otros yacimientos europeos y turcos (en mm).

| SIGLA                      | YACIMIENTO                | L     | A    |
|----------------------------|---------------------------|-------|------|
| B-279                      | BAT-1                     | 11,44 | 5,36 |
| B-287 (12)                 | BAT-1                     | 10,18 | 4,57 |
| B-460                      | BAT-1                     | 11,4  | 5,99 |
| B-1449                     | BAT-1                     | 10,22 | 4,63 |
| B-2187                     | BAT-1                     | 10,38 | 5,25 |
| B-2187                     | BAT-1                     | 10,86 | 5,49 |
| B-2378                     | BAT-1                     | 10,61 | 5,43 |
| B-2776                     | BAT-1                     | 11,68 | 5,78 |
| B-2776                     | BAT-1                     | 12,07 | 5,7  |
| B-2805                     | BAT-1                     | 10,22 | 5,67 |
| B-2863                     | BAT-1                     | 10,84 | 5,42 |
| B-2863                     | BAT-1                     | 10,01 | 4,83 |
| B-5423                     | BAT-1                     | 9,17  | 4,29 |
| B-5461                     | BAT-1                     | 11,25 | 5,16 |
| BAT-1'01-C6-146            | BAT-1                     | 10,64 | 5,72 |
| BAT-1'02-D5-85             | BAT-1                     | 11,41 | 5,66 |
| BAT-1'02-D6-100            | BAT-1                     | 10,43 | 5,33 |
| BAT-1'02-E6-207a           | BAT-1                     | 10,62 | 5,31 |
| BAT-1'02-E6-207b           | BAT-1                     | 10,82 | 5,12 |
| BAT-1'04-C4-54             | BAT-1                     | 10,81 | 4,98 |
| BAT-1'04-E5-354            | BAT-1                     | 11,48 | 5,02 |
| BAT-3'05-722               | BAT-3                     | 10,72 | 4,79 |
| BAT-3'05-298-349-431       | BAT-3                     | 10,25 | 5,34 |
| BAT-3'06-598               | BAT-3                     | 10,34 | 4,94 |
| BAT-3'10-890               | BAT-3                     | 11,34 | 6,27 |
| BAT-3'11-835               | BAT-3                     | 9,11  | 4,56 |
| BAT-3'11-2216              | BAT-3                     | 9,54  | 5,14 |
| BAT-3'12-237               | BAT-3                     | 7,98  | 3,68 |
| BAT-3'12-765               | BAT-3                     | 10,28 | 4,75 |
| BAT-3'12-1066              | BAT-3                     | 10,3  | 5,23 |
| BAT-3'12-1852              | BAT-3                     | 11,98 | 5,8  |
| BAT-3'12-2187              | BAT-3                     | 11,14 | 5,44 |
| BAT-3'12-2799              | BAT-3                     | 9,67  | 4,52 |
| BAT-3'13-427               | BAT-3                     | 12,1  | 5,41 |
| BAT-3'13-427               | BAT-3                     | 12,05 | 5,56 |
| TOR3A-320'98               | Toril                     | 9,46  | 4,94 |
| AV-502                     | Arroyo del Val            | 9,11  | 4,23 |
| AR00                       | Arroyo del Val            | 10,66 | 4,43 |
| SS                         | Arroyo del Val            | 10,75 | 4,61 |
| SS                         | Can Ponsic                | 10,25 | 4,88 |
| MLV-2 2                    | Malcovadeso               | 10,21 | 5,1  |
| LVF C3/1-35                | Los Valles de Fuentidueña | 10,76 | 5,69 |
| MNCN-32004 LVF             | Los Valles de Fuentidueña | 10,2  | 4,95 |
| MNCN-32005 LVF             | Los Valles de Fuentidueña | 10,68 | 4,99 |
| MNCN-66414 LVF             | Los Valles de Fuentidueña | 9,82  | 4,68 |
| SS                         | Can Bayona                | 11,3  | 5,3  |
| SS                         | Mesegar                   | 6,86  | 3,27 |
| SS                         | La Retama                 | 6,86  | 3,27 |
| <i>P. crassum</i>          | Sofka                     | 11,5  | 5,3  |
| <i>P. crassum</i>          | Dytiko                    | 11    | 5,5  |
| PNT-68                     | Pentalophos               | 10,8  | 5    |
| <i>P. intermedium</i>      | Çandır                    | 7,9   | 3,5  |
| <i>P. cingulatum</i>       | Yeni Eskisihar            | 8,9   | 5,4  |
| <i>P. thessalonikensis</i> | Ravin de la pluie         | 9     | 4,2  |

Tabla 6.4.4. Tabla de las medidas del p4 del género *Protictitherium* del yacimiento de Batallones 1 y 3 y otros yacimientos europeos y turcos (en mm).

| SIGLA                      | YACIMIENTO                | L     | A    |
|----------------------------|---------------------------|-------|------|
| B-279                      | BAT-1                     | 10,01 | 4,67 |
| B-460                      | BAT-1                     | 11,26 | 5,23 |
| B-1449                     | BAT-1                     | 9,39  | 4,36 |
| B-2187                     | BAT-1                     | 9,69  | 4,45 |
| B-2187                     | BAT-1                     | 9,73  | 4,36 |
| B-2378                     | BAT-1                     | 9,86  | 4,75 |
| B-2776                     | BAT-1                     | 10,39 | 4,18 |
| B-2805                     | BAT-1                     | 9,52  | 4,54 |
| B-2863                     | BAT-1                     | 9,62  | 4,33 |
| B-5423                     | BAT-1                     | 8,6   | 3,59 |
| B-5461                     | BAT-1                     | 9,87  | 4,1  |
| BAT-1'01-C6-146            | BAT-1                     | 9,81  | 4,17 |
| BAT-1'02-D5-85             | BAT-1                     | 10,96 | 5,08 |
| BAT-1'02-D6-100            | BAT-1                     | 10,01 | 4,22 |
| BAT-1'02-E6-207a           | BAT-1                     | 10,21 | 4,34 |
| BAT-1'02-E6-207b           | BAT-1                     | 10,42 | 4,45 |
| BAT-1'04-C4-54             | BAT-1                     | 9,78  | 4,32 |
| BAT-1'04-E5-354            | BAT-1                     | 9,75  | 4,2  |
| BAT-3'05-722               | BAT-3                     | 10,72 | 4,79 |
| BAT-3'05-298-349-431       | BAT-3                     | 9,29  | 4,52 |
| BAT-3'10-567               | BAT-3                     | 8,52  | 3,73 |
| BAT-3'10-890               | BAT-3                     | 10,52 | 4,93 |
| BAT-3'11-835               | BAT-3                     | 9     | 4,04 |
| BAT-3'11-1185              | BAT-3                     | 11,49 | 5,24 |
| BAT-3'11-2216              | BAT-3                     | 9,07  | 4,17 |
| BAT-3'12-765               | BAT-3                     | 9,03  | 3,86 |
| BAT-3'12-1066              | BAT-3                     | 9,16  | 4,55 |
| BAT-3'12-1852              | BAT-3                     | 9,81  | 5,25 |
| BAT-3'13-427               | BAT-3                     | 9,53  | 4,57 |
| BAT-3'13-427               | BAT-3                     | 12,05 | 5,56 |
| BAT-5'06-G12-74            | BAT-5                     | 9,83  | 4,97 |
| TOR3A-320'98               | Toril                     | 8,33  | 3,93 |
| AV-502                     | Arroyo del Val            | 9,25  | 3,5  |
| AR00                       | Arroyo del Val            | 9,38  | 3,82 |
| SS                         | Arroyo del Val            | 9,45  | 3,75 |
| SS                         | Can Ponsic                | 9,85  | 3,94 |
| MNCN-32004 LVF             | Los Valles de Fuentidueña | 9,53  | 4,16 |
| MNCN-32005 LVF             | Los Valles de Fuentidueña | 10,43 | 4,22 |
| MNCN-66414 LVF             | Los Valles de Fuentidueña | 9,01  | 4,26 |
| SS                         | Can Bayona                | 9,2   | 4,4  |
| SS                         | Mesegar                   | 6,22  | 2,64 |
| <i>P. crassum</i>          | Akcakoy                   | 10    | 4,6  |
| <i>P. crassum</i>          | Dytiko                    | 10,3  | 4,8  |
| PNT-68                     | Pentalophos               | 9     | 4,4  |
| <i>P. intermedium</i>      | Çandır                    | 7     | 2,3  |
| <i>P. cingulatum</i>       | Yeni Eskisihar            | 7,9   | 4    |
| <i>P. thessalonikensis</i> | Ravin de la pluie         | 8,2   | 3,6  |

Tabla 6.4.5. Tabla de las medidas del p3 del género *Protictitherium* del yacimiento de Batallones 1 y 3 y otros yacimientos europeos y turcos (en mm).

| SIGLA                      | YACIMIENTO        | L    | A    |
|----------------------------|-------------------|------|------|
| B-460                      | BAT-1             | 8,43 | 4,17 |
| B-1449                     | BAT-1             | 6,98 | 3,21 |
| B-2187                     | BAT-1             | 8,2  | 3,48 |
| B-2378                     | BAT-1             | 7,61 | 3,89 |
| B-2805                     | BAT-1             | 8,25 | 3,96 |
| B-2863                     | BAT-1             | 7,66 | 3,71 |
| B-2863                     | BAT-1             | 7,78 | 3,03 |
| B-5423                     | BAT-1             | 6,74 | 3,13 |
| B-5461                     | BAT-1             | 7,84 | 3,36 |
| BAT-1'01-C6-146            | BAT-1             | 7,58 | 3,54 |
| BAT-1'02-D5-85             | BAT-1             | 8,61 | 1732 |
| BAT-1'02-D6-100            | BAT-1             | 6,98 | 3,65 |
| BAT-1'02-E6-207a           | BAT-1             | 8,35 | 3,61 |
| BAT-1'02-E6-207b           | BAT-1             | 7,83 | 3,45 |
| BAT-1'02-E6-207b           | BAT-1             | 7,9  | 3,52 |
| BAT-3'05-298-349-431       | BAT-3             | 7    | 3,76 |
| BAT-3'10-567               | BAT-3             | 6,84 | 2,58 |
| BAT-3'10-890               | BAT-3             | 7,68 | 4,42 |
| BAT-3'11-835               | BAT-3             | 7,06 | 3,13 |
| BAT-3'12-765               | BAT-3             | 7,71 | 2,91 |
| BAT-3'12-2187              | BAT-3             | 6,94 | 3,66 |
| BAT-3'12-2799              | BAT-3             | 7,17 | 3,13 |
| BAT-3'13-427               | BAT-3             | 7,69 | 3,51 |
| AV-502                     | Arroyo del Val    | 6,54 | 2,87 |
| <i>P. intermedium</i>      | Çandır            | 6,1  | 2,4  |
| <i>P. cingulatum</i>       | Yeni Eskisihar    | 6,2  | 3    |
| <i>P. crassum</i>          | Sofka             | 8,6  | 3,9  |
| <i>P. crassum</i>          | Akcakoy           | 7,4  | 3,6  |
| <i>P. thessalonikensis</i> | Ravin de la pluie | 6,5  | 3,1  |

Tabla 6.4.6. Tabla de las medidas del p2 del género *Protictitherium* del yacimiento de Batallones 1 y 3 y otros yacimientos europeos y turcos (en mm).

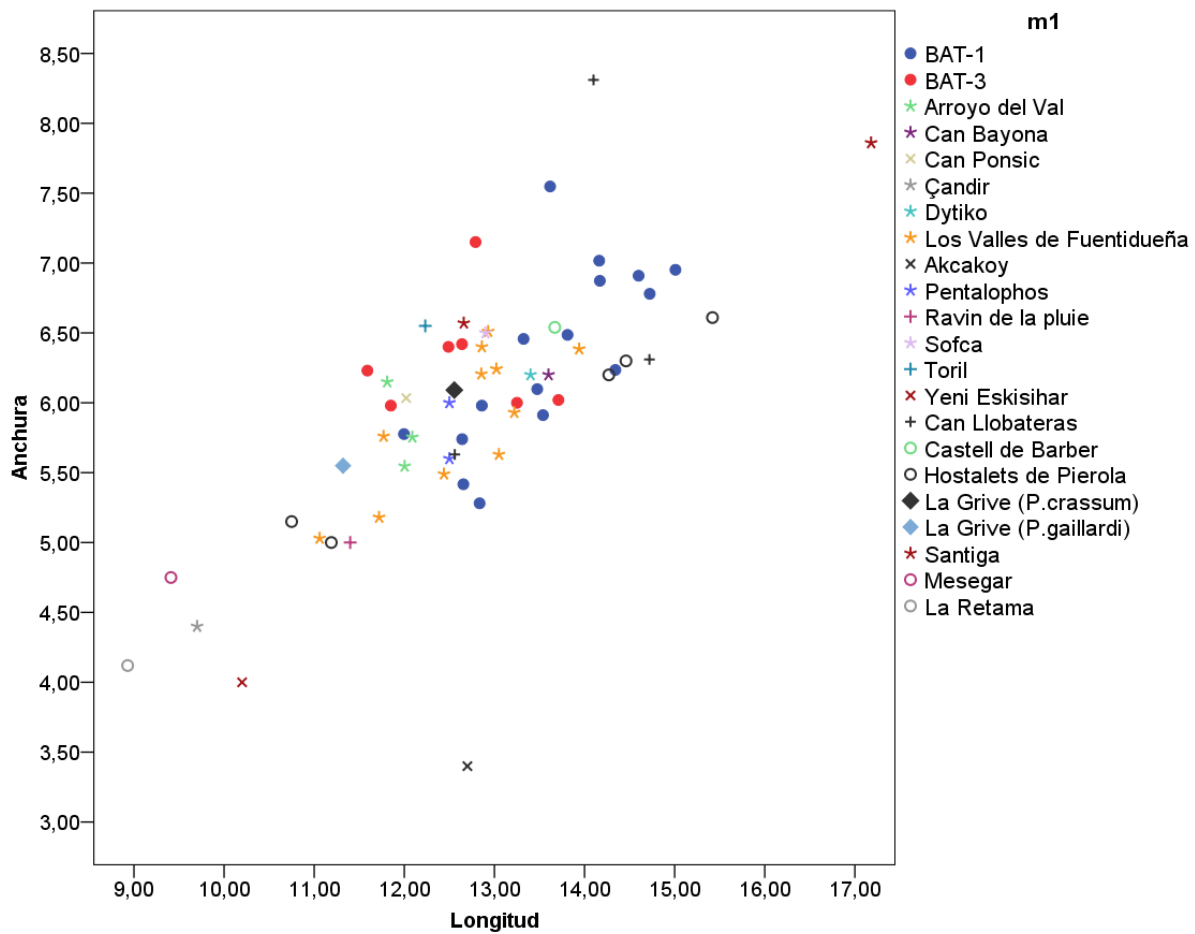


Figura 6.4.3. Gráfico Longitud/Anchura del m1 de *Protictitherium crassum* de los yacimientos de Batallones 1 y 3 comparándolo con el m1 de *Protictitherium* procedentes de otros yacimientos europeos y turcos.

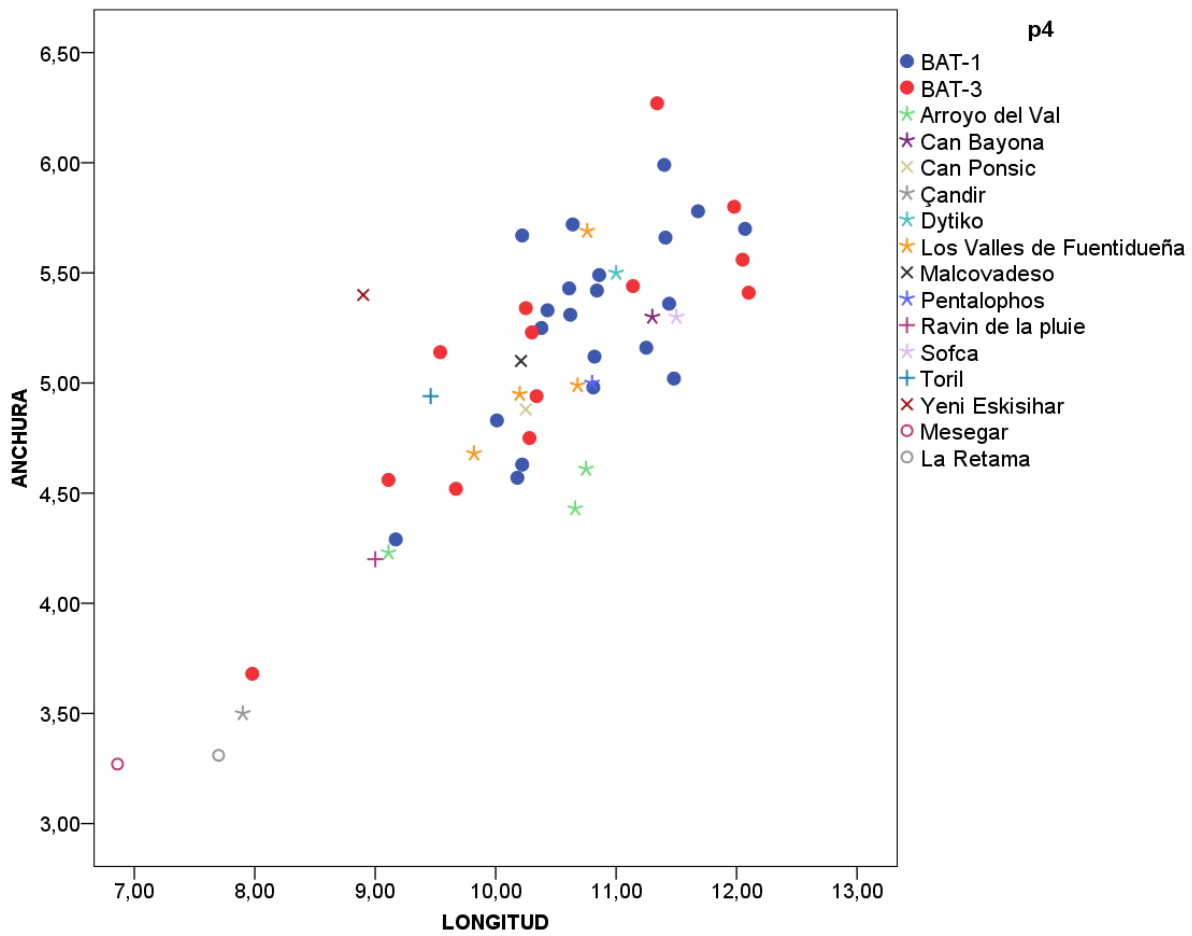


Figura 6.4.4. Gráfico Longitud/Anchura del p4 de *Protictitherium crassum* de los yacimientos de Batallones 1 y 3 comparándolos con m1 de *Protictitherium* procedentes de otros yacimientos europeos y turcos.

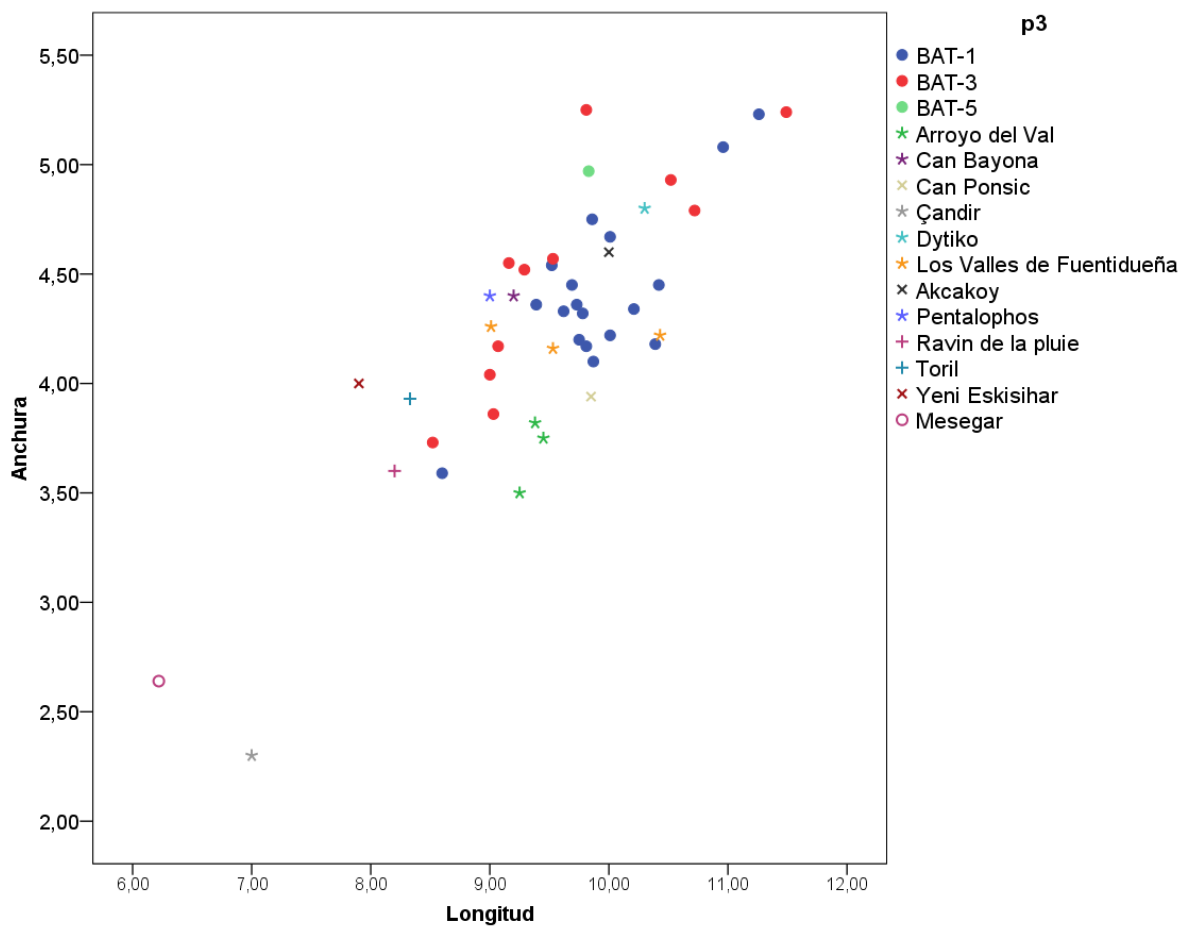


Figura 6.4.5. Gráfico Longitud/Anchura del p3 de *Protictitherium crassum* de los yacimientos de Batallones 1 y 3 comparándolos con el m1 de *Protictitherium* procedentes de otros yacimientos europeos y turcos.

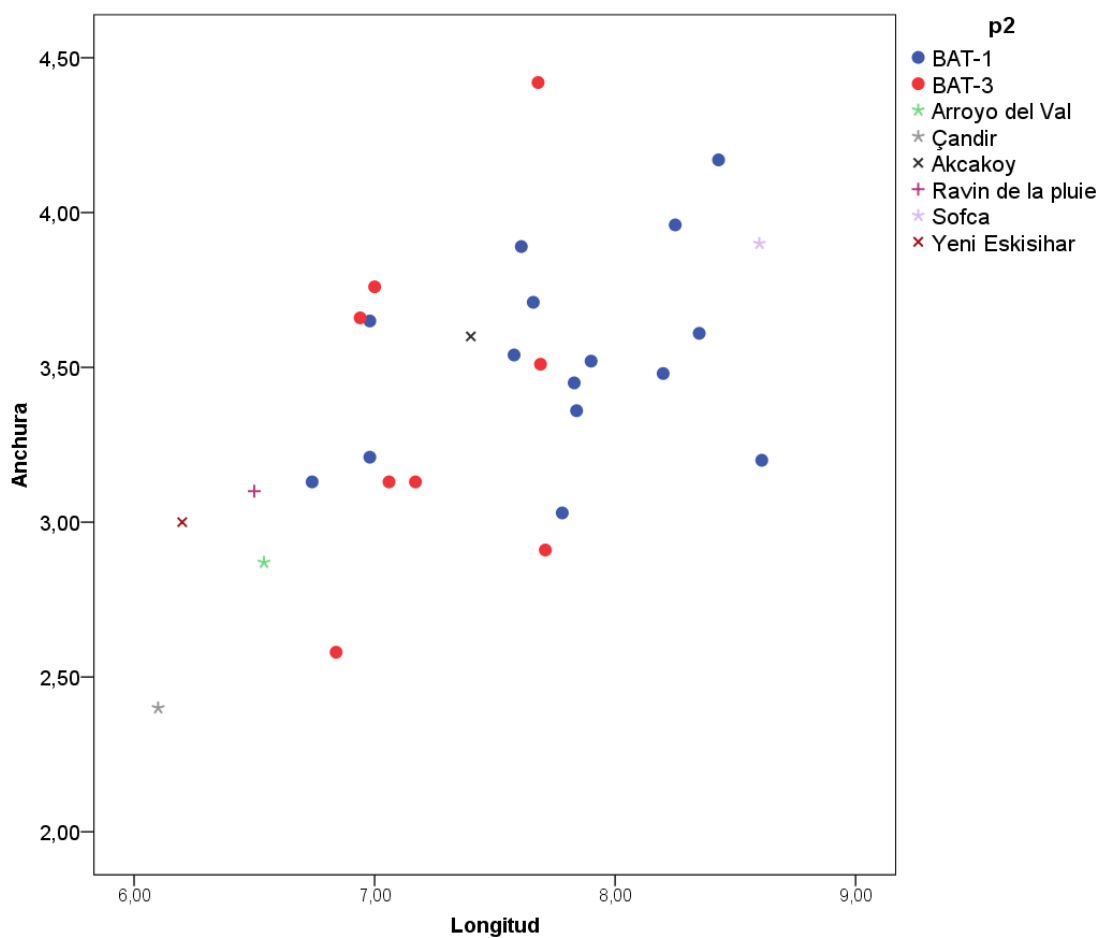


Figura 6.4.6. Gráfico Longitud/Anchura del p2 de *Protictitherium crassum* de los yacimientos de Batallones 1 y 3 comparándolos con el m1 de *Protictitherium* procedentes de otros yacimientos europeos y turcos.



A continuación en la figura 6.4.7 se muestran distintos m1 de *Protictitherium crassum* de diferentes yacimientos.

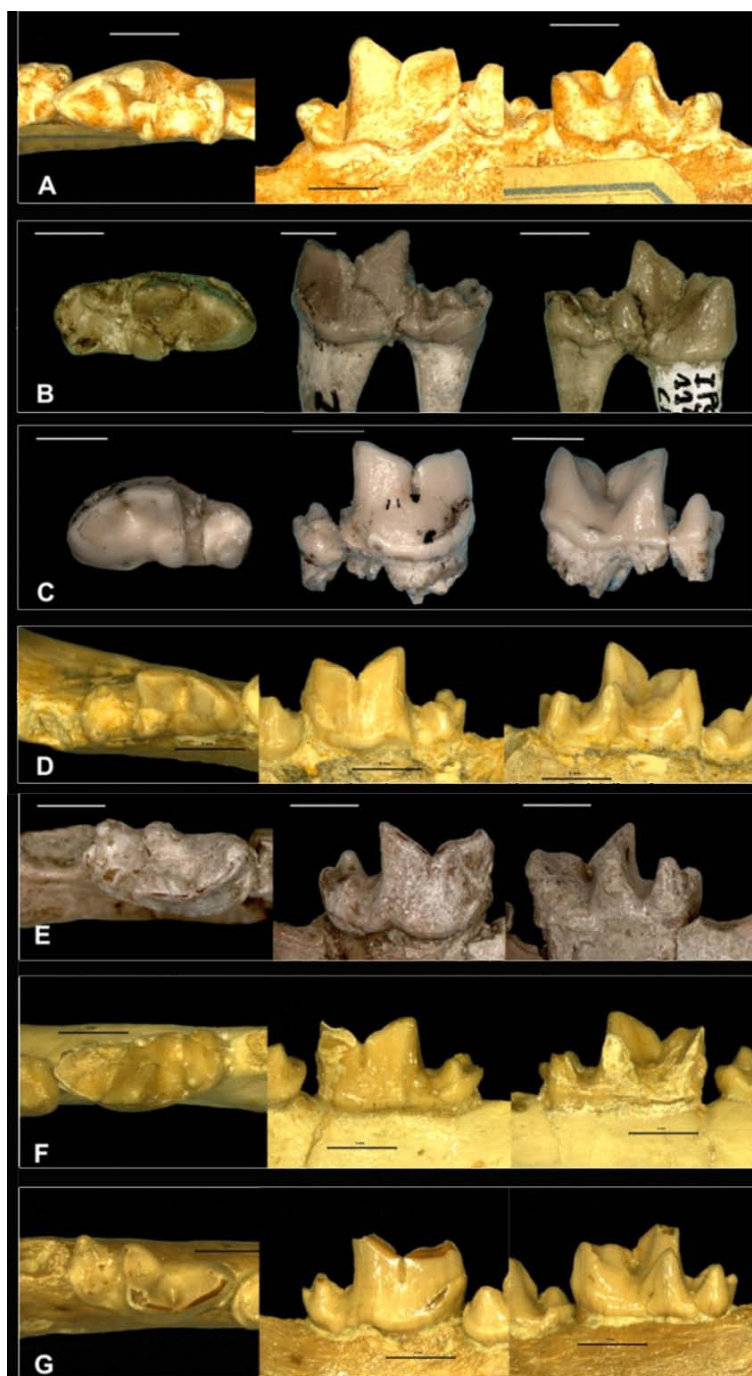


Figura 6.4.7. m1 de *Protictitherium crassum* de diferentes yacimientos. Vistas oclusal, bucal y lingual. (Escala 5 mm).

- A: m1 derecho réplica de La Grive Saint-Alban (Francia).
- B: m1 izquierdo Can Llobateres IPS-11414-CLL-1 (España).
- C: m1 derecho Los Valles de Fuentidueña LVF- X- 26-6-78-690 (España).
- D: m1 izquierdo Arroyo del Val (España).
- E: m1 derecho Batallones 3 BAT-3'05-298 (España).
- F: m1 izquierdo Can Ponsic (España).
- G: m1 derecho Toril TOR 3A-320'98 (España).

En estos gráficos (Figura 6.4.3, 6.4.4., 6.4.5 y 6.4.6) se observa cómo la dentición de *Protictitherium crassum* de los yacimientos del Cerro de los Batallones presenta una gran variabilidad, incluyéndose la mayoría de los ejemplares de otros yacimientos en el rango de variabilidad de los primeros. Constituyen una excepción los ejemplares de los yacimientos turcos de Çandir y Yeni Eskisihar y los ejemplares de los yacimientos españoles de La Retama y Mesegar con menor tamaño y, por otra parte, los m1 de los yacimientos de Santiga y Can Llobateras que muestran una talla mayor. Sin duda, este hecho avala la impresión general de la existencia de una única especie de *Protictitherium* en la mayoría de los yacimientos del Aragoniense superior y el Vallesiense de España, Europa y Turquía.

En el caso de la dentición de los yacimientos turcos de Çandir y Yeni Eskisihar, así como en los casos de Akcakoy (también de Turquía) y los yacimientos españoles de La Retama y Mesegar, la dentición comparte características suficientemente diferentes como para ser considerados pertenecientes a una especie distinta de *Protictitherium crassum*. El material procedente de estos yacimientos es escaso, pero al menos en Çandir, la Retama y Mesegar, a la pequeña talla que queda evidenciada en el gráfico de la Figura 6.4.3, se añaden las siguientes características morfológicas significativas: en el m1 la mayor altura del protocónido con respecto al paracónido, la mayor gracilidad del trigónido y, en general, de los premolares inferiores (únicos representados). Schmidt-Kittler (1976) ya se basó en estas diferencias para definir una nueva especie, *Protictitherium intermedium*, en el mencionado yacimiento de Çandir. A esta especie, por lo tanto, se añadirían los ejemplares de los yacimientos españoles de La Retama y Mesegar (en el segundo referido como *Protictitherium* en Morales *et al.*, 2015) (Figuras 6.4.8 y 6.4.9).

El mismo autor alemán describió para el material de Yeni Eskisihar otra especie, *Protictitherium cingulatum* (representada en los gráficos de las Figuras 6.4.3, 6.4.4, 6.4.5 y 6.4.6) pero su validez es más discutible y es necesario material adicional para confirmarla. La presencia de cíngulos más desarrollados podría ser un carácter importante, pero no necesariamente con valor específico. Sin embargo, estas características morfológicas y su pequeña talla sirven de nexo de unión con formas claramente primitivas y de posición sistemática controvertida, como es el caso de *Herpestides antiquus*.

El caso del m1 del también yacimiento turco de Akcakoy es más controvertido, ya que la pequeña talla de molar y su gracilidad no excluyen una clasificación genérica cercana a *Semigenetta*, sin embargo, es necesario el estudio directo del material fósil para poder confirmarlo taxativamente.

En el caso de los dos m1 procedentes de los yacimientos de Santiga y Can Llobateras, ambos molares se escapan claramente al rango superior de variabilidad general, delimitado en los valores más pequeños por la población de Los Valles de Fuentidueña y en los mayores por Batallones 1 y 3. Una posible pertenencia de estos dos

molares a *Progenetta montadai*, equivalente ibérico a *Progenetta certa* del yacimiento de La Grive (especie de talla mayor que *Protictitherium crassum*) puede contemplarse, para nosotros, como la hipótesis más probable (Soria, 1979).

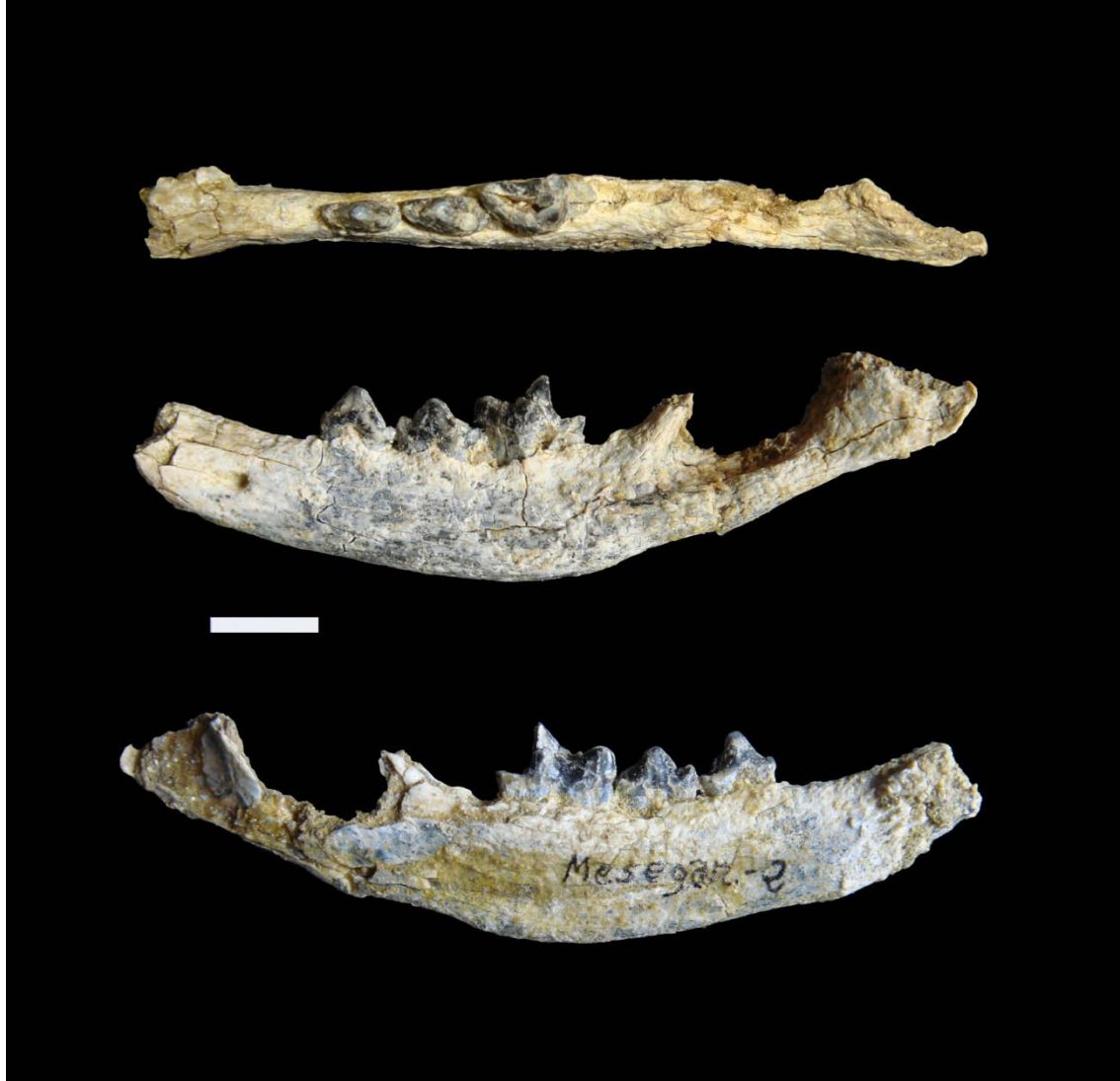


Figura 6.4.8. Vista oclusal, bucal y lingual de *Protictitherium intermedium* del yacimiento de Mesegar (Escala 1 cm).

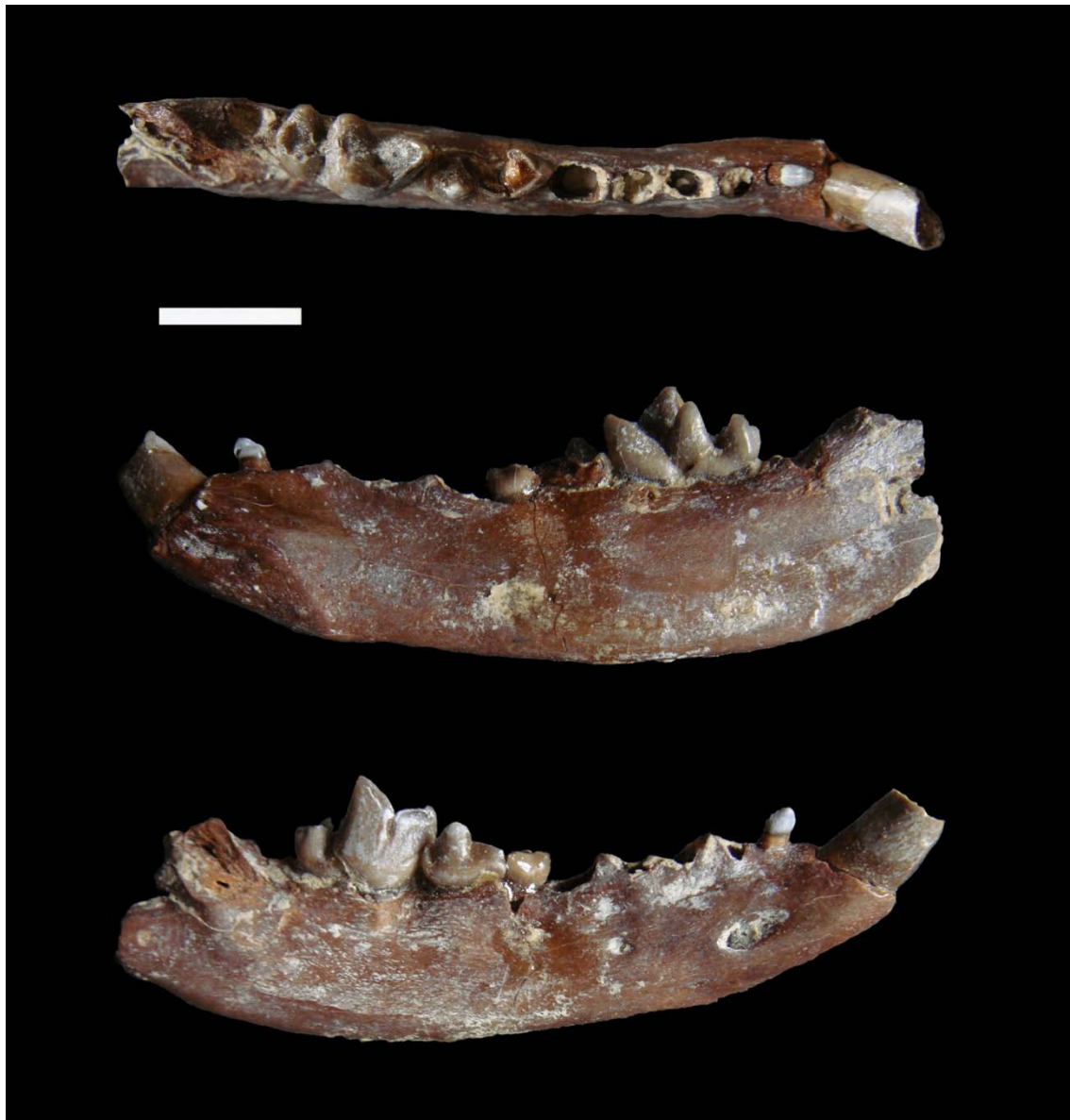


Figura 6.4.9. Vista oclusal, lingual y bucal de *Protictitherium intermedium* del yacimiento de La Retama (Escala 1 cm).

Así pues, la muestra de dentición de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones constituye un conjunto muy homogéneo en cuanto a la morfología, pero no a su talla y esto se observa igualmente al representar los ejemplares del resto de yacimientos españoles. Con respecto al rango temporal, solamente se pueden apreciar unas ligeras diferencias de forma entre las formas vallesienses y las del Aragoniense superior, ya que sus tamaños se solapan claramente, al igual que los ejemplares turolenses (Figura 6.4.10). Estas diferencias se observan en la forma de los m1, p4 y P4, ya que las más recientes poseen el trigónido del m1 algo más elevado, lo que hace que el ángulo  $\alpha$  sea algo mayor, el p4 no posee un talónido tan dilatado como en las formas aragonienses y el P4 posee unas cúspides algo más elevadas. No obstante, las diferencias son muy ligeras por lo que hemos considerado a todos ellos como una sola especie. Sin embargo, las formas del Aragoniense medio e inferior, atribuidas a *P. intermedium*, son claramente menores.

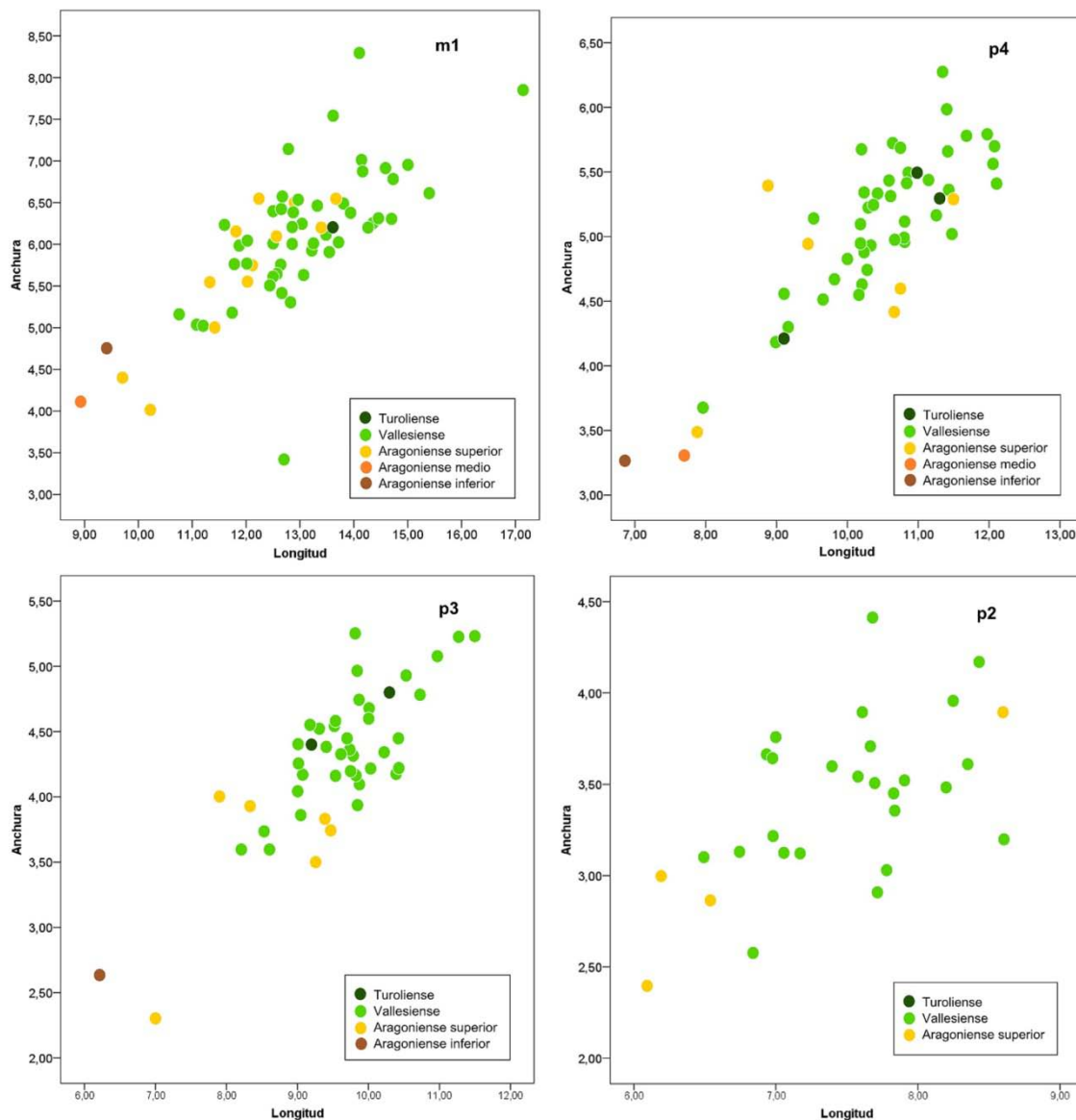


Figura 6.4.10. Distribución por tamaño y edad del género *Protictitherium* de los yacimientos europeos y turcos.

Por lo tanto, se observa que la dentición aporta una valiosa información sistemática en el género *Protictitherium* de la que podemos extraer importantes conclusiones. Así, en base a los datos discutidos anteriormente, podríamos concluir que, al menos en el registro de Europa y Turquía, solo se pueden mantener como válidas dos especies de *Protictitherium*: *Protictitherium crassum*, de edad Aragoniense medio a Turolense inferior y *Protictitherium intermedium*, de edad Aragoniense inferior-Aragoniense medio. La gran variabilidad intraespecífica demostrada por el registro de los yacimientos del Cerro de los Batallones incluiría así al resto de las especies del género *Protictitherium* registradas en ese intervalo temporal.

Así, el resultado de nuestro análisis sistemático basado en la dentición sería la sinonimización de las especies *P. gaillardi*, *P. llopisi*, *P. aegeum* y *P. thesalonikensis*, *P. csakvarens* (poco caracterizada), *P. sumegense* (previamente considerada *nomen dubium*) dentro de *Protictitherium crassum* y confirma las especies *P. cingulatum* y *P. intermedium* como especies diferentes dentro del género (Figura 6.4.11).

Quizás, siguiendo este criterio, se podrían atribuir a este género las especies africanas incluidas en el género *Tungurictis* (*T. punica* y *T. spocki*), tal y como ya apuntó Wang (2004), que relacionaba estrechamente a *Tungurictis spoki* con *Protictitherium gaillardi* y *Tungurictis púnica* en función de los caracteres de la bulla timpánica, como se verá en el siguiente apartado de esta tesis. También Kurten (1976) relacionó correctamente a esta especie asiática con *Protictitherium crassum* ya que morfológica y métricamente son muy cercanos.

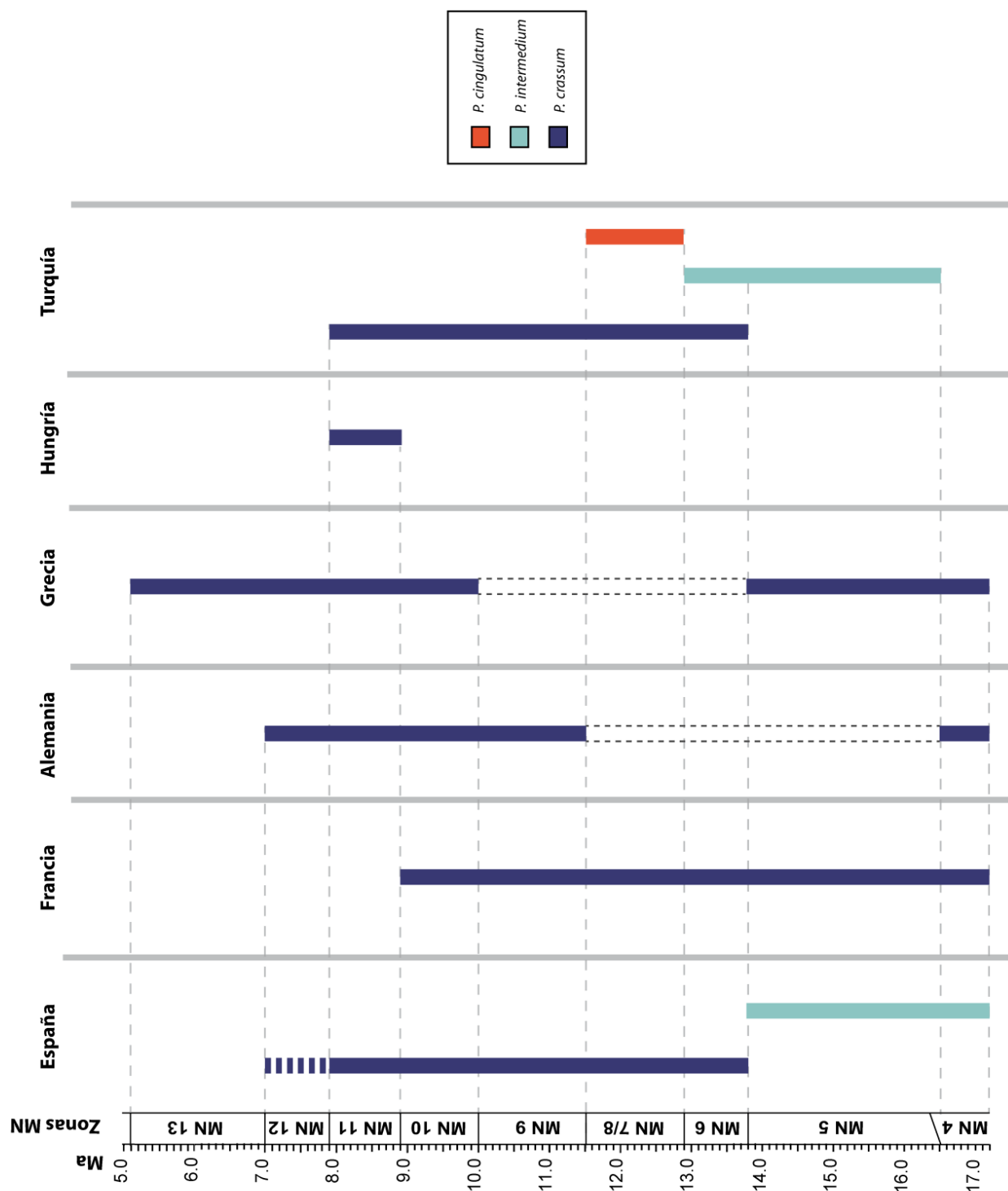


Figura 6.4.11. Distribución paleobiogeográfica del género *Protictitherium* a lo largo del Mioceno en Europa y Turquía. Zonas MN basadas en Hilgen *et al.* (2012) y Van der Meulen *et al.*, (2012).

La Figura 6.4.11 muestra la distribución paleobiogeográfica de las especies europeas y turcas de *Protictitherium*. Tras la sinonimia propuesta, únicamente se reconocen tres especies: *Protictitherium intermedium* de talla pequeña, *P. crassum* de talla grande y una tercera especie, *Protictitherium cingulatum*, con validez discutible y con la necesidad del estudio de material adicional para confirmarla.

*Protictitherium intermedium* ha quedado registrada únicamente en la zona más occidental de Europa (España) y en la más oriental (Turquía). La primera aparición de esta especie es en la MN 4 (Mioceno inferior, Aragoniense inferior) en el yacimiento español de Mesegar, coexistiendo con *P. crassum* en la parte alta del Mioceno medio. El último registro español es a finales del Aragoniense medio (Mioceno medio, MN 5) en el yacimiento de la Retama. En Turquía esta especie está únicamente registrada en el Aragoniense superior en los yacimientos de Çandir y Pasalar. Esto sugiere una migración oeste-este por parte de esta especie, desde el suroeste de Europa (España) hasta alcanzar el extremo más oriental de Europa en el Mioceno medio (MN 6).

El registro de *Protictitherium crassum* es mucho más uniforme a lo largo del Mioceno Europeo. A lo largo de 12 Ma es el hiénido dominante en Europa. La primera aparición de esta especie es en el Mioceno inferior (MN 4), en Francia, Alemania y Grecia. Dispersándose a continuación por el resto de Europa. *Protictitherium crassum* alcanzaría la Península Ibérica a mediados del Mioceno medio (MN 5), en los yacimientos de Paracuellos 5 y 3. La dispersión oriental de este hiénido parece ser más tardía. El primer registro de esta especie en Turquía sería en el Aragoniense superior (Mioceno medio, MN 6). A finales del Turoliense (MN 11), se extinguiría prácticamente en toda Europa (España, Alemania, Hungría y Turquía), quedando restringido únicamente a Grecia. *Protictitherium crassum* se extinguiría definitivamente a finales del Mioceno superior (Mesiniense, MN 13), donde aparece registrado en el yacimiento de Dytiko.

En cuanto a *Protictitherium cingulatum* sólo se registra en el Aragoniense superior (MN 7/8) en el yacimiento de Yeni Eskihsar (Turquía) y, como ya se ha mencionado anteriormente, su clasificación es complicada y sería necesario material fósil adicional para confirmar su atribución específica.



#### 6.4.2. Región Auditiva

La morfología de la región auditiva tiene en los carnívoros, y especialmente en los Feliformia, una especial relevancia en la taxonomía y sistemática del grupo. Los representantes actuales de la familia Hyaenidae son los únicos en el suborden que poseen una bulla timpánica en la que el ectotimpánico se ha hiperdesarrollado, de tal manera que el entotimpánico queda oculto en el proceso mastoideo sin que sea visible ventralmente. De hecho, algunos de los primeros trabajos sobre los Hyaenidae planteaban que el tabique de separación entre la cámara anterior y la posterior estaba ausente por este motivo (Flower, 1869).

En los Viverridae y Felidae el entotimpánico caudal experimenta, durante la ontogenia, un alargamiento hacia la zona posterior, lo que da lugar a una bulla hinchada formada por este elemento, existiendo un *septum bullae* formado por las paredes del ectotimpánico y el entotimpánico caudal.

Los hiénidos actuales presentan una bulla timpánica bicamerada, típica de los Aeluroidea, aunque con la típica configuración del grupo en que el ectotimpánico prácticamente envuelve al entotimpánico (Hunt, 1974). En los Hyaenidae tanto el entotimpánico caudal como el ectotimpánico experimentan un alargamiento durante la ontogenia pero, como decimos, es el ectotimpánico el que forma la mayor parte de la bulla. Winge (1895) fue el primero en demostrar que las especies de *Thalassictis* e *Ictitherium* eran hiénidos ya que fueron clasificadas originalmente en la familia Viverridae en base a los caracteres de plesiomórficos de su dentición. Más tarde, este trabajo fue ampliado por De Beaumont (1964) y Hunt (1974). Estudios efectuados en las formas más primitivas, como *Plioviverrops*, *Ictitherium* y *Tungurictis*, confirmaron que éstos poseían todavía la estructura feliformia normal, en la que la bulla timpánica se encuentra dividida por un septo, con un ectotimpánico ampliado posteriormente y la reducción del entotimpánico caudal. Estas especies fueron incluidas en la familia Hyaenidae por autores como De Beaumont (1969b), De Beaumont y Mein (1972), Solounias (1981) y Caza (1989). Así, los Hyaenidae quedan perfectamente caracterizados por el fuerte desarrollo del ectotimpánico que, en el resto de los feliformes, está escasamente desarrollado como corresponde con la morfología primitiva del grupo. Sólo los Herpestidae muestran un fuerte desarrollo del ectotimpánico comparable a las formas más antiguas de la familia Hyaenidae, pero en otros caracteres son muy diferentes, en particular en la reducción de la apófisis paroccipital.

La gradación de estadios en los caracteres de la bulla timpánica ha resultado tan relevante para los investigadores que Semenov (1989, 2008) la utilizó para dividir a la familia Hyaenidae en tres subfamilias.

La sección sagital de la bulla de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones se muestra muy próxima a la de *Ictitherium viverrinum*, aunque anteriormente es relativamente más pequeña y relativamente menos globosa. El proceso yugal está adosado estrechamente a la cámara posterior sin sobrepasarla. La cámara posterior es grande y bien visible ventralmente. Por otra parte, la bulla se encuentra más adelantada en el basicráneo que la de *Hyainotherium* (Figura 6.4.12) y más extendida que en ambas especies.

La bulla timpánica de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones, con su septo bien desarrollado por el crecimiento del ectotimpánico, confirma que la morfología Hyainidae estaba ya configurada durante el Mioceno medio, tal y como había sido señalado por Hunt y Solounias (1991) para el género *Tungurictis*. Wang (2004) consideró estrechamente relacionado a *Tungurictis* con *Protictitherium*, hasta el punto de proponer la sinonimización de ambos, considerando a la forma de Mongolia como subgénero de *Protictitherium*. Ambos géneros comparten un patrón dentario muy próximo entre si y netamente primitivo, que los separa claramente de las formas especializadas del Mioceno Medio clasificadas en el género *Percrocuta* y que, sin embargo, parecen presentar una morfología de la región auditiva similar a la de estos (Qiu *et al.*, 1988; Hunt y Solounias, 1991). Parece improbable que *Protictitherium* y *Percrocuta* puedan formar parte de la misma radiación. Por un lado, la morfología dentaria y de la bulla timpánica de *Protictitherium* posee una continuidad muy bien representada en el registro fósil durante todo el Mioceno y Plio-Pleistoceno, atestiguada por las especies clasificadas en la subfamilia Hyainotheriinae (Semenov, 1989, 2008), de forma que *Percrocuta* parece bien separada del núcleo de hiénidos fósiles que originó a las especies actuales. En otras palabras, probablemente representa una especialización precoz que no ha dejado representantes actuales.

Con respecto a las comparaciones del hueso petroso de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones con otros hiénidos fósiles son desafortunadamente muy limitadas debido a la escasez del material disponible de estos últimos, tanto en las colecciones paleontológicas como en las publicaciones científicas.

Al comparar con especies actuales se observa que el patrón morfológico del petroso de *Protictitherium* es muy próximo a las familias actuales Viverridae y Herpestidae. El petroso de *Genetta genetta* es notablemente parecido al de *Herpestes ichneumon*, lo que no deja de ser sorprendente si atendemos a la gran diferencia existente en la morfología de la bulla timpánica. En efecto, en estas dos especies el petroso es pseudocircular, aunque algo más alargado en *Herpestes ichneumon*. En vista ventral, las diferencias entre estas dos especies actuales son mínimas, destacando la profundidad de la *Fossa subarcuata*, que es casi circular. Lo mismo sucede en vista caudal. Una conclusión evidente es que la morfología del petroso es mucho más conservadora que la de la bulla timpánica. El petroso

de *Protictitherium crassum* difiere de la de ambas especies por el mayor ensanchamiento general, pero también por la menor profundidad de la *Fossa subarcuata* que, sin embargo, es más amplia y con forma semicircular, así como por la fuerte expansión anterior, probablemente relacionada con la expansión del ectotimpánico y que, por lo tanto, se refleja en vista dorsal en el fuerte desarrollo del *Promontorium*.

Si lo comparamos con las hienas actuales (*Crocota crocuta*) las diferencias son bastante importantes, en particular por la menor profundidad de la *Fossa subarcuata*, que además queda lateralmente abierta y muy extendida. También existe un mayor desarrollo de la plataforma anterior. En cierta medida la morfología del petroso de *Protictitherium crassum* aparece transicional entre la de *Genetta genetta* y la de *Crocota crocuta*, lo que viene a confirmar el carácter hiénido de toda la región auditiva de *Protictitherium crassum*, en la línea apuntada por Hunt y Solounias (1991) para *Tungurictis spoki*.

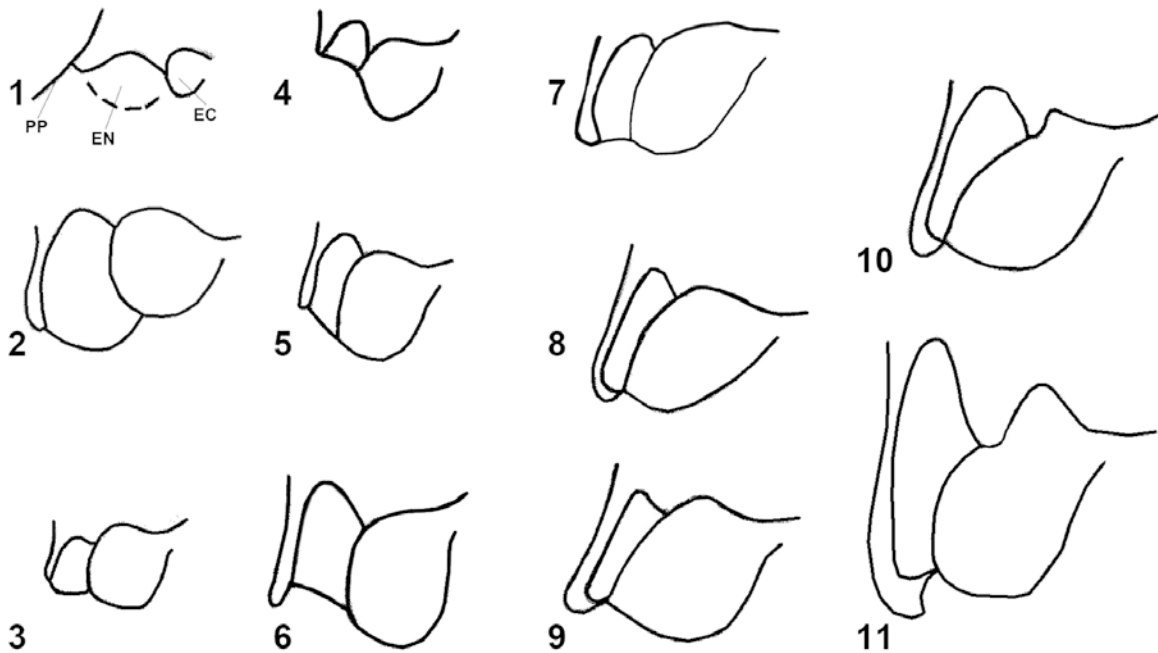


Figura 6.4.12. Cortes sagitales de las bullas timpánicas en diversos Feliformia: 1) *Nandinia binotata*. 2) *Paradoxurus hermaphroditus*. 3) *Cinictis penicillata*. 4) *Plioviverrops orbigni*. 5) *Thalassictis robusta*. 6) *Ictitherium viverrinum*. 7) *Protictitherium crassum*. 8) *Hyaenotherium magnum*. 9) *Hyaenictitherium venator*. 10) *Hyaena hyaena*. 11) *Crocota crocuta*.

Abreviaturas EC= Cámara ectotimpánica; EN= Cámara entotimpánica. PP= Proceso paraoccipital. Modificado de Semenov (1989).

## DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DEL ESQUELETO POSTCRANEAL DE *PROTICTITHERIUM CRASSUM*

### 6.5. HÚMERO

El húmero articula con la escápula en la epífisis proximal y con el radio y ulna en la epífisis distal.

#### EPÍFISIS PROXIMAL

En la epífisis proximal se distinguen la cabeza de articulación y los tubérculos mayor y menor. Ambos tubérculos se encuentran muy desarrollados, siendo el tubérculo menor algo menos prominente. Éstos están separados por un marcado surco intertubercular muy bien definido en vista proximal. En vista caudal se observa como ambos tubérculos sobresalen por encima del nivel de la cabeza de articulación, siendo el tubérculo mayor el que sobresale de manera muy acentuada.

Por el surco intertubercular discurre el tendón del músculo *bíceps brachii*, la morfología del mismo tiene implicaciones funcionales importantes.

La cabeza de articulación es lisa, subredondeada, convexa y está ligeramente alargada en sentido cráneo-caudal y separada de la diáfisis por un marcado cuello muy curvado. En vista medial y lateral presenta forma semiesférica. En vista proximal ocupa aproximadamente la mitad de la superficie total de la epífisis, junto con la tuberosidad menor, que se encuentra situada en el margen cráneo-medial de dicha cabeza de articulación. La otra mitad está formada por la tuberosidad mayor, situada en el margen cráneo-lateral de dicha cabeza, con un gran desarrollo proyectándose en sentido proximal y en cuyo amplio borde se inserta el músculo *supraspinatus*.

En la cara lateral de este tubérculo mayor se encuentra una foseta relativamente grande, que ocupa aproximadamente la mitad de la superficie total del tubérculo. Esta foseta está muy marcada con unos bordes engrosados, donde se inserta el músculo *infraspinatus*.

La epífisis proximal está curvada en sentido caudal con respecto a la diáfisis, de forma que la base de la cabeza de articulación forma un ángulo pronunciado con la diáfisis.

#### DIÁFISIS

La diáfisis es larga y relativamente delgada. En su parte proximal sufre un aplastamiento muy acusado en sentido latero-medial, pasando a ser casi circular en la zona media y adquiriendo en su parte más distal una compresión cráneo-caudal.

En la cara medial de la diáfisis se encuentra una cresta muy tenue del tubérculo menor.

En la cara lateral de la diáfisis se localiza la línea tricipital muy marcada, que constituye el área de inserción del músculo *triceps brachii*. En la parte distal de esta línea se desarrolla la tuberosidad deltoidea muy desarrollada y marcada, que constituye el área de inserción del músculo *deltoideus*. En la cara craneal y distalmente a esta tuberosidad se desarrolla una cresta humeral larga y bien definida.

En la cara lateral y más distal de la diáfisis se localiza la cresta supracondilar lateral bien definida y desarrollada y que finaliza en el epicóndilo lateral de la epífisis distal del húmero.

## EPÍFISIS DISTAL

La epífisis distal también se encuentra curvada con respecto a la diáfisis, en este caso en sentido craneal. Está formada por la tróclea, el *capitulum*, dos epicóndilos: el lateral y el medial, tres fosas: la *olecrani*, la *coronoidea* y la *radialis*, y dos forámenes: el foramen supratroclear y supracondilar.

La tróclea, situada en la zona medial de la superficie articular, está muy desarrollada, de forma que se proyecta distalmente. Ocupa la mayor parte de la superficie de articulación, dividiéndose en dos partes bien definidas (lateral y medial) separadas por una constricción. La parte medial presenta un desarrollo próximo-distal mucho mayor que la parte lateral.

El *capitulum* de forma cilíndrica, es mucho más estrecho que la tróclea y se encuentra en el margen más lateral de la superficie articular. Se encuentra separado de la tróclea por una cresta muy desarrollada.

En cuanto a las fosas cabe destacar que sobre el borde proximal de la tróclea y el *capitulum* se encuentran en la cara craneal una larga fosa *coronoidea* y la fosa *radialis*, ésta última menos marcada y más lateral. Mientras que en la cara caudal se sitúa la fosa *olecrani* muy bien definida.

El epicóndilo medial está mucho más desarrollado que el epicóndilo lateral, y se sitúan prácticamente al mismo nivel. En la zona del epicóndilo medial destacan las inserciones de los músculos flexores del carpo. Mientras que en epicóndilo lateral se sitúan los músculos extensores del carpo.

Por encima del epicóndilo medial se encuentra el foramen supracondilar. Este foramen situado en la parte medial de la epífisis es alargado, estrecho y con desarrollo próximo-distal. El margen medial de este foramen está constituido por una lámina ósea plana en sentido latero-medial. Por este foramen discurre la arteria braquial y el

nervio mediano. Aparece en la mayoría de los carnívoros, excepto en hiénidos, cánidos y la mayoría de los úrsidos.

El foramen supratroclear está localizado aproximadamente en la zona central de la epífisis en una posición mucho más distal, tiene forma circular y un tamaño relativamente grande.

Al comparar el húmero con algunas especies actuales de carnívoros se puede observar que en *Protictitherium crassum* la tuberosidad mayor de la epífisis proximal está muy desarrollada y proyectada marcadamente en sentido craneal de forma similar a *Canis aureus*. En *Herpestes ichneumon* esta tuberosidad está también desarrollada y proyectada en sentido craneal aunque en menor medida que en *Protictitherium crassum*, mientras que en *Felis tigrina* y *Genetta genetta* está menos desarrollada y proyectada en sentido craneal.

En cuanto a la tuberosidad deltoidea en *Protictitherium crassum* y *Canis aureus* está muy desarrollada y marcada, en *Herpestes ichneumon* esta tuberosidad es alargada y está definida, aunque menos que en *Protictitherium crassum*, mientras que en *Felis tigrina* y *Genetta genetta* es mínima o nula.

*Protictitherium crassum* tiene los forámenes supracondilar y supratroclear en la epífisis distal, al igual que en *Herpestes ichneumon*. *Felis tigrina* y *Genetta genetta* tienen foramen supracondilar, pero no foramen supratroclear, mientras que *Canis aureus* presenta foramen supratroclear pero no supracondilar.

*Protictitherium crassum* tiene el epicóndilo medial mucho más desarrollado que el epicóndilo lateral y se situados prácticamente al mismo nivel, mientras que en *Felis tigrina* los epicódilos lateral y medial están mucho más reducidos.

Una vez estudiados los rasgos morfológicos del húmero de *Protictitherium* se puede decir que se encuentra en una posición intermedia entre los félidos y cánidos modernos, lo que nos sugiere una moderada condición cursorial. Taylor (1974) propone una relación entre el desplazamiento caudal de la cabeza de articulación del húmero y la necesidad de balancear la extremidad hacia adelante rápidamente durante la locomoción en las especies cursoriales. El aumento de la marcada proyección y desarrollo en sentido craneal de la tuberosidad mayor en especies cursoriales proporciona un brazo de palanca mayor para el músculo *supraspinatus*, cuya inserción se localiza más en la cara craneal en especies cursoriales

El surco intertubercular relativamente poco profundo en las especies cursoriales está relacionado con la menor importancia del músculo *bíceps brachii* en la locomoción, en comparación con las especies arborícolas.

El desarrollo moderado del epicóndilo medial en *Protictitherium*, como en los félidos y cánidos modernos, sugiere que estos animales carecen de los fuertes

músculos flexores de la manos que se encuentran en los animales escaladores como *Nandinia* y *diggers* como *Mungos* (Taylor, 1974).

El ángulo interno de la tróclea y el *capitulum* en especies cursoriales, incluido *Protictitherium*, limita los movimientos en el plano cráneo-caudal. La presencia de la fosa *olecrani* bien definida y perforada en el húmero de *Protictitherium* es también una indicación de especies cursoriales.

A continuación se adjuntan las tablas de todas las medidas realizadas al húmero de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones con su correspondiente tabla de las medidas descriptivas Tablas 6.5.1 y 6.5.2. También, se muestra en la figura 6.5.1 las fotografías de algunos húmeros de cada uno de los yacimientos de Batallones estudiados: Batallones 1, 3 y 10.

| SIGLA                | LADO | YACIMIENTO | L      | PH1   | PH2   | PH3   | PH4   | DH1   | DH2   | DH3  | DH4   |
|----------------------|------|------------|--------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|-------|
| B/S-2873             | DER  | BAT-1      | 105,93 | 24,52 | 15,21 | 15,33 | 18,27 | 19,82 | 13,38 | 7,71 | 13,51 |
| B-65 (1)             | DER  | BAT-1      |        |       |       |       |       | 18,07 | 11,6  | 7,37 | 11,02 |
| B-700                | DER  | BAT-1      | 101,46 | 24,79 |       |       |       | 19,07 | 11,4  | 7,54 | 12,98 |
| B-2525(50)           | DER  | BAT-1      | 104,43 | 24,44 | 15,11 | 14,39 | 19,49 | 22,09 | 16,13 | 7,88 | 14,72 |
| B-2544b              | DER  | BAT-1      | 110,18 | 28,42 | 14,97 | 14,81 | 18,36 | 21,98 | 14,2  | 7,69 | 14,5  |
| B-2814               | DER  | BAT-1      | 111,1  | 28,3  | 18    | 16,91 | 19,98 | 23,13 | 14,19 | 8,23 | 16,06 |
| B-2871               | DER  | BAT-1      | 98,47  | 22,61 |       |       |       | 17,77 | 11,96 | 6,52 | 10,14 |
| B-2872               | DER  | BAT-1      |        |       |       |       |       | 17,14 | 11,95 | 7,32 |       |
| B-2947               | DER  | BAT-1      |        |       |       |       |       | 20,95 | 13    | 7,14 | 12,14 |
| B-5467               | DER  | BAT-1      |        | 25,58 | 15,85 | 16,19 | 20,16 |       |       |      |       |
| BAT-1'03-D5-60a      | DER  | BAT-1      | 106,3  | 24,9  | 15,43 | 15,3  | 20,05 | 20,04 | 13,55 | 7,63 | 13,92 |
| BAT-1'04-D6-128      | DER  | BAT-1      |        |       |       |       |       | 20,75 | 14,21 | 7,62 | 14,33 |
| BAT-1'02-E6-210      | DER  | BAT-1      | 106,06 | 24    | 15,34 | 15,55 | 19,76 | 21,07 | 13,77 | 7,87 | 13,87 |
| BAT-1'04-E4-199      | DER  | BAT-1      | 103,53 | 23,74 | 14,08 | 14,21 | 17,48 | 18,73 | 12,11 | 7,1  | 11,4  |
| BAT-1'05-F5-186      | DER  | BAT-1      |        |       |       |       |       | 22,1  | 14,93 | 8,57 | 15,14 |
| BAT-1'07-F3-24 A y B | DER  | BAT-1      |        | 22,2  | 13,18 | 13,15 | 15,82 | 17,69 | 12,47 | 8,36 | 11,45 |
| BAT-3'10-190         | DER  | BAT-3      |        |       |       |       |       | 18,52 | 14    | 7,44 | 12,1  |
| BAT-3'11-315         | DER  | BAT-3      | 95,25  | 23,28 | 13,32 | 12,83 | 14,49 | 18,17 | 12,91 | 7,14 | 12,57 |
| BAT-10'13-D5-127     | DER  | BAT-10     |        |       |       |       |       | 18,33 | 13,03 | 8    | 13,21 |
| B/S-570              | IZQ  | BAT-1      |        |       |       |       |       | 21,72 | 13    | 7,95 | 14,07 |
| B/S-574              | IZQ  | BAT-1      |        | 22,36 | 13,4  | 14,65 | 16,5  |       |       |      |       |
| B/S-593              | IZQ  | BAT-1      | 115,7  | 26,73 | 16,49 | 15,92 | 19,92 | 22,42 | 13,92 | 7,92 | 15,25 |
| B/S-2876             | IZQ  | BAT-1      | 103,5  | 22,34 | 13,72 | 15,38 | 20,01 | 19,86 | 13,17 | 7,72 | 12,28 |
| B-70                 | IZQ  | BAT-1      | 100,23 | 23,57 | 14,64 | 13,86 | 18,7  | 19,27 | 14    | 7,8  | 13,04 |
| B-167                | IZQ  | BAT-1      |        |       | 14,22 | 15,1  | 19,8  |       |       |      |       |
| B-237                | IZQ  | BAT-1      | 116,8  | 26,92 |       | 16,1  | 22,34 | 22,87 | 14,94 | 7,89 | 15,6  |
| B-2544a              | IZQ  | BAT-1      | 112,79 | 26,08 | 15,48 | 15,36 | 21,1  | 21,88 | 14,95 | 7,57 | 14,76 |
| B-2818               | IZQ  | BAT-1      | 111,4  | 26,91 | 16,85 | 16,73 | 21,61 | 22,43 | 13,64 | 7,83 | 14,83 |
| B-3520               | IZQ  | BAT-1      | 105,64 | 25,53 | 14,62 | 14,75 | 19,99 | 21,89 | 13,93 | 7,85 | 14,55 |
| B-5466               | IZQ  | BAT-1      | 111,83 | 25,47 | 15,44 | 16,32 | 19,45 | 20,91 | 13,65 | 7,47 | 13,98 |
| BAT-1'02-D3-46       | IZQ  | BAT-1      | 109,13 | 26,48 | 15,78 | 16,7  | 21,24 | 21,12 | 14,9  | 8,07 | 14,68 |
| BAT-1'02-D6-114      | IZQ  | BAT-1      | 103,29 | 26,02 | 15,69 | 15,45 | 19,38 | 20,36 | 14,42 | 7,7  | 13,73 |
| BAT-1'02-E6-210      | IZQ  | BAT-1      | 107,7  | 25,04 | 15,8  | 15,84 | 19,87 | 20,96 | 13,8  | 7,96 | 13,87 |
| BAT-1'04-C4-21       | IZQ  | BAT-1      | 106,46 | 25,14 | 15    | 15,37 | 19,98 | 21    | 13,95 | 8,06 | 13,82 |
| BAT-3'06-781         | IZQ  | BAT-3      | 106,87 |       |       |       |       | 20,02 | 13,89 | 7,61 | 12,54 |
| BAT-3'12-56          | IZQ  | BAT-3      |        |       |       |       |       | 19,56 | 13,16 | 7,65 | 12,95 |
| BAT-5'10-H4-189      | IZQ  | BAT-5      |        | 23,5  | 16,78 | 16,57 | 20,36 |       |       |      | 13,08 |
| BAT-10'13-D5-126     | IZQ  | BAT-10     | 104,44 | 23,16 | 13    |       |       |       | 11,3  | 8,03 | 12,08 |

Tabla 6.5.1. Medidas del húmero de *Protictitherium crassum* de Batallones-1, 3 y 10.



| HÚMERO               |    |       |        |        |          |                     |          |
|----------------------|----|-------|--------|--------|----------|---------------------|----------|
|                      | N  | Rango | Mínimo | Máximo | Media    | Desviación estándar | Varianza |
| L                    | 24 | 21,55 | 95,25  | 116,80 | 106,6038 | 5,18929             | 26,929   |
| PH1                  | 27 | 6,22  | 22,20  | 28,42  | 24,8900  | 1,74605             | 3,049    |
| PH2                  | 25 | 5,00  | 13,00  | 18,00  | 15,0960  | 1,23948             | 1,536    |
| PH3                  | 25 | 4,08  | 12,83  | 16,91  | 15,3108  | 1,06604             | 1,136    |
| PH4                  | 25 | 7,85  | 14,49  | 22,34  | 19,3644  | 1,77656             | 3,156    |
| DH1                  | 33 | 5,99  | 17,14  | 23,13  | 20,3542  | 1,66734             | 2,780    |
| DH2                  | 34 | 4,83  | 11,30  | 16,13  | 13,5121  | 1,11148             | 1,235    |
| DH3                  | 34 | 2,05  | 6,52   | 8,57   | 7,7121   | ,39226              | ,154     |
| DH4                  | 34 | 5,92  | 10,14  | 16,06  | 13,4756  | 1,38261             | 1,912    |
| N válido (por lista) | 19 |       |        |        |          |                     |          |

Tabla 6.5.2. Estadística descriptiva del húmero de *Protictitherium crassum*.

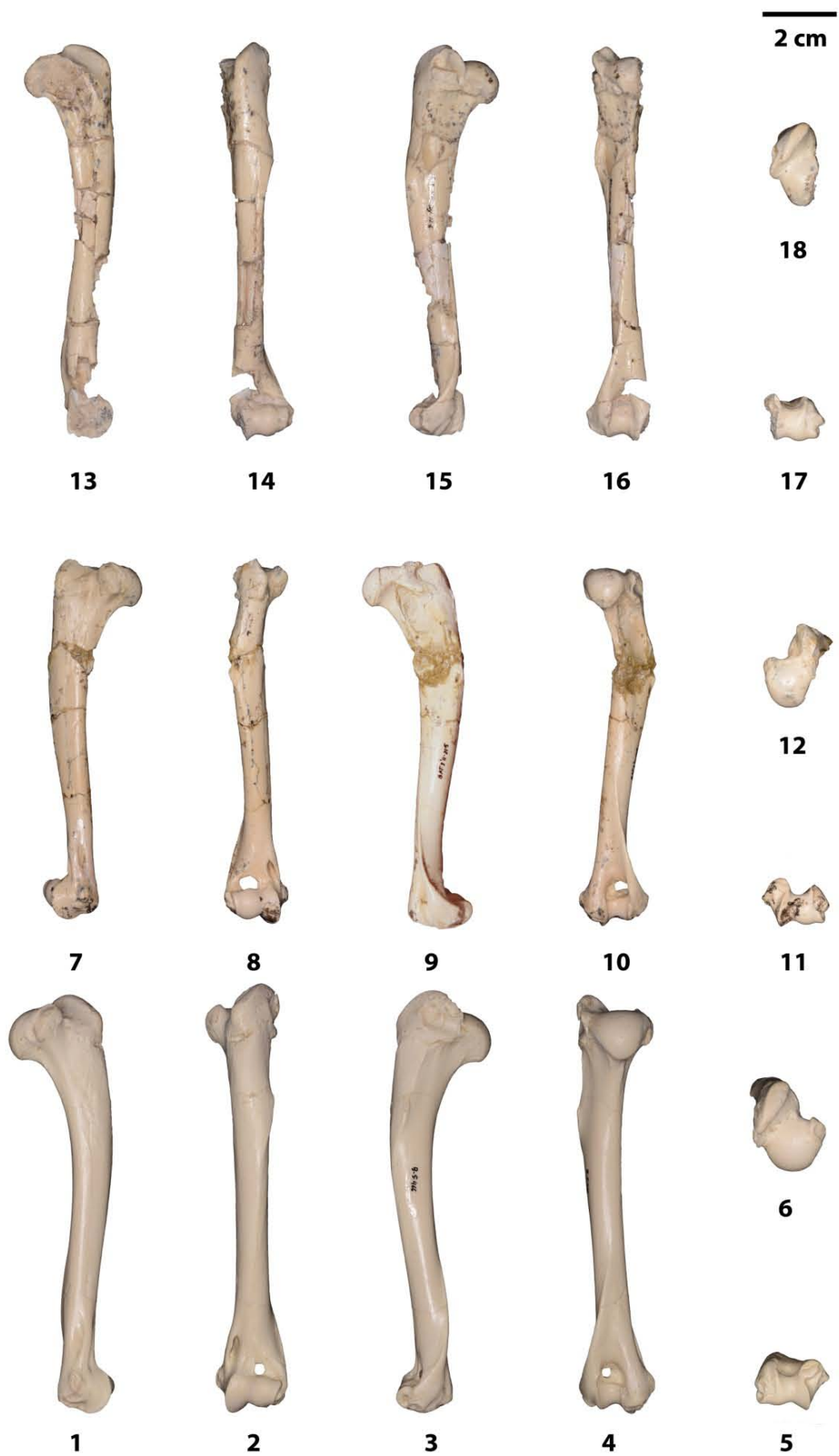
---

Figura 6.5.1. Húmeros de los yacimientos del Cerro de los Batallones

**1-6-** Batallones-1- Vista medial, craneal, lateral, caudal, distal y proximal. HÚMERO IZQUIERDO  
B-5466.

**7-12-** Batallones-3. Vista medial, craneal, lateral, caudal, distal y proximal. HÚMERO DERECHO  
BAT-3'11 315.

**13-18-** Batallones-10. Vista medial, craneal, lateral, caudal, distal y proximal. HÚMERO IZQUIERDO  
BAT-10'13 D5-126.



## 6.6. RADIO

La epífisis proximal articula con el cóndilo humeral y con la *incisura radialis* de la ulna y la epífisis distal con la ulna y el escafolunar.

### EPÍFISIS PROXIMAL

La epífisis proximal compone la cabeza del radio y tiene forma elíptica. Posee una pequeña y suave escotadura en su cara lateral. Las caras craneal y caudal son lisas, esta última cara articula con la *incisura radialis* de la ulna. El borde craneal es más irregular, ya que a lo largo de éste se desarrolla el ligamento anular del radio que rodea esta cara desde los bordes de la *incisura radialis* de la ulna, manteniendo unidos radio y ulna. La superficie proximal de la epífisis es ligeramente cóncava y articula con el *capitulum* y parte del labio lateral de la *trochlea*.

### DIÁFISIS

El radio se encuentra comprimido en sentido cráneo-caudal. La diáfisis es relativamente larga en relación con las epífisis. En su cara craneal presenta una superficie lisa. En la cara caudal existen varias rugosidades. La primera de ellas, es la tuberosidad radial, que se localiza proximalmente al cuello del radio, presentando un ligero alargamiento en sentido próximo-distal y es donde se insertan los músculos *biceps brachii* y *brachialis*. Hacia la mitad de la diáfisis se ubican las tuberosidades del borde interóseo y hacia la parte distal se encuentra la zona de inserción del músculo *pronator quadratus*.

### EPÍFISIS DISTAL

La epífisis distal tiene forma subelíptica y presenta una superficie de articulación cóncava, que articula con la superficie proximal del escafolunar.

Presenta tres surcos separados entre sí por dos zonas algo más elevadas y rugosas. Estos surcos sirven para el paso de tendones de varios músculos extensores de la mano: *abductor digiti I* (= *abductor pollicis longus*), *extensor carpi radialis* y el *extensor digitorum communis*. La superficie distal se estrecha y se proyecta en sentido medio-distal siguiendo el recorrido del proceso estiloides del radio, ocupando también el margen distal de la cara medial de éste, en esta zona es lisa y es donde se inserta el ligamento colateral radial.

Una vez comparados los radios de *Protictitherium crassum* con algunas especies actuales se puede decir que si ordenáramos de mayor a menor profundidad el surco del ligamento anular de la superficie articular proximal el orden sería el siguiente: *Paradoxurus* – *Genetta* – *Felis* = *Protictitherium* - *Canis*.

La faceta articular distal del radio, al igual que la de la ulna, de *Protictitherium crassum* es más parecida a *Canis* que a *Felis*. Esto sugiere una capacidad más limitada para la supinación que en los félidos.

A continuación se adjuntan las tablas de las medidas descriptivas y de las medidas realizadas al radio de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones Tablas 6.6.1 y Tablas 6.6.2. También, se muestra en la figura 6.6.1 las fotografías de algunos radios de cada uno de los yacimientos de Batallones estudiados: Batallones 1, 3 y 10.

| RADIO                |    |       |        |        |         |                     |          |
|----------------------|----|-------|--------|--------|---------|---------------------|----------|
|                      | N  | Rango | Mínimo | Máximo | Media   | Desviación estándar | Varianza |
| L                    | 31 | 95,71 | 9,28   | 104,99 | 91,9606 | 16,72107            | 279,594  |
| LP                   | 33 | 3,91  | 7,93   | 11,84  | 10,2621 | ,81490              | ,664     |
| AP                   | 33 | 1,96  | 5,69   | 7,65   | 6,8948  | ,38986              | ,152     |
| LD                   | 40 | 2,91  | 12,05  | 14,96  | 13,4715 | ,77853              | ,606     |
| AD                   | 39 | 3,51  | 7,58   | 11,09  | 9,1649  | ,73125              | ,535     |
| N válido (por lista) | 30 |       |        |        |         |                     |          |

Tabla 6.6.1. Estadística descriptiva del radio de *Protictitherium crassum*.

| SIGLA                   | LADO | YACIMIENTO | L      | LP    | AP   | LD    | AD    |
|-------------------------|------|------------|--------|-------|------|-------|-------|
| B/S-2869                | DER  | BAT-1      | 91,04  | 10,27 | 6,82 | 13,69 | 9,42  |
| B/S-2875                | DER  | BAT-1      | 92,12  | 9,56  | 6,98 | 12,67 | 8,95  |
| B-254                   | DER  | BAT-1      | 96,67  | 10,01 | 6,66 | 12,45 | 9,23  |
| B-583                   | DER  | BAT-1      | 104,7  | 11,05 | 7,14 | 14,48 | 9,77  |
| B-1565                  | DER  | BAT-1      | 95,93  | 10,53 | 6,77 | 13,42 | 9,71  |
| B-2299                  | DER  | BAT-1      | 88,58  | 10,17 | 6,74 | 13,36 | 9,28  |
| B-2512                  | DER  | BAT-1      | 9,28   | 9,6   | 6,53 | 13,66 | 8,81  |
| B-2544b                 | DER  | BAT-1      | 100,51 | 10,95 | 7,21 | 14    | 9,77  |
| B-2813                  | DER  | BAT-1      | 104,31 | 11,7  | 7,29 | 14,96 | 11,09 |
| BAT-1'02-E6-209b        | DER  | BAT-1      | 96,62  | 10,91 | 7,36 | 14,62 | 10,04 |
| BAT-1'04-C4-22          | DER  | BAT-1      | 94,67  | 10,29 | 6,41 | 14,13 | 9,9   |
| BAT-1'04-C4-29          | DER  | BAT-1      |        |       |      | 14,35 | 9,81  |
| BAT-1'04-E5-246         | DER  | BAT-1      |        |       |      | 13,39 | 8,35  |
| BAT-1'07-F6-12          | DER  | BAT-1      |        | 9,74  | 7,43 |       |       |
| BAT-3'09-975            | DER  | BAT-3      |        |       |      | 12,3  | 8,46  |
| BAT-3'09-1094           | DER  | BAT-3      | 92,82  | 9,56  | 7,05 | 13,01 | 8,73  |
| BAT-3'12-1203           | DER  | BAT-3      |        |       |      | 12,05 | 7,58  |
| BAT-3'13-1115           | DER  | BAT-3      | 89,75  | 10,62 | 7,26 | 14,02 |       |
| BAT-10'11-F4-5          | DER  | BAT-10     | 94,3   | 10,1  | 6,88 | 12,17 | 9,52  |
| B/S-2870                | IZQ  | BAT-1      | 92,12  | 10,55 | 7,04 | 12,85 | 9,15  |
| B-34                    | IZQ  | BAT-1      | 96,87  | 10,02 | 6,79 | 12,6  | 8,87  |
| B-1892                  | IZQ  | BAT-1      | 104,99 | 11,84 | 7,43 | 14,7  | 10,85 |
| B-1935                  | IZQ  | BAT-1      |        |       |      | 13,11 | 8,74  |
| B-2544a                 | IZQ  | BAT-1      | 100,52 | 10,71 | 7,12 | 14,38 | 9,74  |
| B-2812                  | IZQ  | BAT-1      | 92,38  | 10,42 | 6,65 | 13,78 | 8,44  |
| B-2816                  | IZQ  | BAT-1      | 97,67  | 11,29 | 7,31 | 14,35 | 9,48  |
| B-2865                  | IZQ  | BAT-1      | 98,08  | 10,21 | 6,9  | 13,29 | 9,1   |
| B-2888                  | IZQ  | BAT-1      |        |       |      | 13,8  | 9,23  |
| B-2946                  | IZQ  | BAT-1      | 90,62  | 10,03 | 6,83 | 12,84 | 8,58  |
| B-2999                  | IZQ  | BAT-1      | 95,57  | 9,58  | 6,97 | 13,46 | 8,4   |
| B-3866                  | IZQ  | BAT-1      | 94,64  | 10,78 | 6,8  | 13,68 | 8,95  |
| BAT-1'02-D3-48          | IZQ  | BAT-1      | 99,26  | 11,43 | 7,65 | 14,34 | 9,82  |
| BAT-1'02-E6-209a        | IZQ  | BAT-1      | 98,9   | 10,95 | 6,94 | 14,41 | 9,84  |
| BAT-1'04-D4-263         | IZQ  | BAT-1      | 99,66  | 9,58  | 6,39 | 13,42 | 9,14  |
| BAT-1'07-F5-99 ( a y b) | IZQ  | BAT-1      |        |       |      | 12,42 | 8,6   |
| BAT-3'06-602            | IZQ  | BAT-3      | 88,18  | 10,26 | 6,95 | 13,57 | 8,94  |
| BAT-3'10-1482           | IZQ  | BAT-3      | 91,59  | 8,83  | 6,54 | 13,35 | 8,55  |
| BAT-3'10-2286           | IZQ  | BAT-3      | 68,87  | 7,93  | 5,69 | 12,2  | 8,85  |
| BAT-3'10-2287           | IZQ  | BAT-3      |        |       |      | 13,69 | 9,61  |
| BAT-3'12-902            | IZQ  | BAT-3      | 89,56  | 9,22  | 6,31 | 12,66 | 7,73  |
| BAT-10'12-D6-160b       | IZQ  | BAT-10     |        | 9,96  | 6,69 | 13,23 | 8,4   |

Tabla 6.6.2. Medidas del radio de *Protictitherium crassum* de Batallones-1, 3 y 10.

Figura 6.6.1. Radios de los yacimientos del Cerro de los Batallones

**1-6-** Batallones-1- Vista craneal, medial, caudal, lateral, distal y proximal. RADIO DERECHO.

B-254.

**7-12-** Batallones-3. Vista craneal, medial, caudal, lateral, distal y proximal. RADIO IZQUIERDO.

BAT-3'09 1094.

**13-18-** Batallones-10. Vista craneal, medial, caudal, lateral, distal y proximal. RADIO DERECHO

BAT-10'11 F4-5.



13



14



15



16



1 cm



18

17



7



8

2 cm



9



10



12



11



1



2



3



4



6



5

## 6.7. ULNA

### EPÍFISIS PROXIMAL

Esta epífisis está ocupada principalmente por la superficie de articulación con el húmero: incisura troclear (*incisura trochlearis*). En el margen disto-lateral de esta incisura se desarrolla la incisura radial (*incisura radialis*) que articula con la superficie de articulación de la cabeza del radio. Ambas incisuras son cóncavas.

La incisura troclear se encuentra inclinada y girada en vista craneal con respecto del eje próximo-distal de la diáfisis. El extremo proximal se extiende formando el proceso ancóneo que se aloja en la fosa olecraneana (*fossa olecranii*) del húmero durante el movimiento de extensión del codo. Presenta dos labios, uno en sentido disto-medial que constituye el proceso coronoideo medial y otro labio lateral que articula con la parte caudo-lateral de la tróclea del húmero que forma el margen lateral interno de la fosa olecraneana.

La incisura radial presenta una forma subelíptica y se prolonga en sentido cráneo-lateral.

En el borde proximal de la epífisis proximal se encuentra el olécranon bien desarrollado y curvado en sentido medio-caudal. Su borde próximo caudal es rugoso, formando la tuberosidad olecraneana, donde se inserta el músculo *triceps brachii*. Este borde se proyecta formando una cresta en sentido medial junto a la que se inserta el músculo *flexor carpi ulnaris*.

En la superficie proximal del olecranon existen dos tubérculos, situados uno en el borde cráneo-medial y otro cráneo-lateral. Ambos tubérculos se encuentran ligeramente inclinados en sentido medio-lateral. El tubérculo medial tiene un mayor desarrollo en sentido cráneo-caudal

### DIÁFISIS

La diáfisis está comprimida en sentido medio-lateral la mayor. La anchura disminuye en sentido próximo-distal.

### EPÍFISIS DISTAL

En el extremo distal de esta epífisis se dispone el proceso estiloideo, cuyas facetas articulan con el pisiforme y el piramidal. En el margen proximal se encuentra la superficie de articulación con la *incisura ulnaris* del radio proyectada en sentido craneal.

En la ulna, la inclinación del proceso del olécranon tiene una relación parecida a la función del *m. tripces*, el mayor extensor del el miembro anterior (Van Valkenburgh 1987). Un olécranon recto o curvado cranealmente maximiza el apalancamiento del *tripces* cuando se flexiona el codo, esto es una adaptación ventajosa para los carnívoros arbóreos que suben con las extremidades flexionadas. En cambio, un olécranon curvado caudalmente maximiza el apalancamiento al extender el codo, ya que se adapta a la locomoción de los carnívoros corredores, que se mueven con las extremidades extendidas.

Una vez comparadas las especies, el orden de menor a mayor orientación es: *Paradoxurus* - *Genetta* - *Felis* - *Protictitherium* - *Canis*

La faceta articular distal de *Protictitherium crassum* es igual que en *Canis* y diferente a *Felis*.

A continuación se adjuntan las tablas de las medidas descriptivas y las medidas realizadas en la ulna de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones (Tablas 6.7.1 y 6.7.2). También, se muestra en la figura 6.7.1 las fotografías de algunas ulnas de cada uno de los yacimientos de Batallones estudiados: Batallones 1, 3 y 10.

| ULNA                 |    |       |        |        |          |                     |          |
|----------------------|----|-------|--------|--------|----------|---------------------|----------|
|                      | N  | Rango | Mínimo | Máximo | Media    | Desviación estándar | Varianza |
| L                    | 17 | 18,58 | 99,98  | 118,56 | 109,8900 | 4,80426             | 23,081   |
| PU1                  | 25 | 6,65  | 11,98  | 18,63  | 15,5284  | 1,21362             | 1,473    |
| PU2                  | 25 | 5,30  | 5,70   | 11,00  | 9,5636   | 1,18857             | 1,413    |
| PU3                  | 25 | 3,18  | 9,00   | 12,18  | 10,0692  | ,77344              | ,598     |
| PU4                  | 21 | 3,28  | 6,26   | 9,54   | 7,6614   | ,70340              | ,495     |
| N válido (por lista) | 16 |       |        |        |          |                     |          |

Tabla 6.7.1. Estadística descriptiva de la ulna de *Protictitherium crassum*.



| SIGLA                     | LADO | YACIMIENTO | L      | PU1   | PU2   | PU3   | PU4  |
|---------------------------|------|------------|--------|-------|-------|-------|------|
| <b>B/S-2874 / B/S-585</b> | DER  | BAT-1      | 106,52 | 15,75 | 9,21  | 11,87 | 6,69 |
| <b>B-2544c</b>            | DER  | BAT-1      | 118,56 | 16,39 | 10,42 | 9,65  | 8,56 |
| <b>B-2659</b>             | DER  | BAT-1      |        | 14,36 | 8,35  | 9,5   |      |
| <b>B-2809</b>             | DER  | BAT-1      | 115,8  | 17,38 | 8,7   | 10,35 | 7,74 |
| <b>BAT-1'01-C6-132</b>    | DER  | BAT-1      | 107,9  | 15,85 | 10,52 | 9,12  | 7,57 |
| <b>BAT-1'02-E6-208 d</b>  | DER  | BAT-1      | 111,05 | 15,87 | 9,81  | 9,9   | 7,28 |
| <b>BAT-1'04-D6-224</b>    | DER  | BAT-1      |        | 14,13 | 10,3  | 10,01 | 7,24 |
| <b>BAT-3'10-1551</b>      | DER  | BAT-3      |        | 11,98 | 5,7   | 10,26 | 6,26 |
| <b>BAT-3'13-1133</b>      | DER  | BAT-3      |        | 15,84 | 9,58  | 10,15 | 7,63 |
| <b>BAT-10'09-G4-36</b>    | DER  | BAT-10     |        | 15,61 | 9,52  | 9,64  | 7,64 |
| <b>BAT-10'10-F5-13</b>    | DER  | BAT-10     | 109,32 | 14,46 | 9,02  | 9,81  | 7,46 |
| <b>BAT-10'11-F3-8</b>     | DER  | BAT-10     | 113,53 | 15,93 | 10    | 10,18 | 7,01 |
| <b>B/S-582</b>            | IZQ  | BAT-1      |        | 15,49 |       | 10,3  |      |
| <b>B/S-2868</b>           | IZQ  | BAT-1      |        | 14,52 | 9,39  | 10,22 | 7,63 |
| <b>B-246</b>              | IZQ  | BAT-1      | 107,82 | 16,26 | 10,44 | 10,21 | 8,11 |
| <b>B-2148</b>             | IZQ  | BAT-1      | 99,98  | 15,64 | 10,7  | 9,22  | 7,55 |
| <b>B-2544d</b>            | IZQ  | BAT-1      |        |       | 10,22 |       |      |
| <b>B-2815</b>             | IZQ  | BAT-1      | 109,89 | 15,18 | 9,57  | 9,68  | 7,35 |
| <b>B-2817</b>             | IZQ  | BAT-1      | 112,71 | 15,83 | 10,49 | 11,35 | 9,54 |
| <b>B-2877</b>             | IZQ  | BAT-1      | 105,42 | 14,82 | 10,12 | 12,18 | 7,59 |
| <b>B-4680</b>             | IZQ  | BAT-1      | 108,4  | 14,9  | 6,9   | 9,06  | 8,11 |
| <b>BAT-1'02-C6-93</b>     | IZQ  | BAT-1      |        | 15,69 | 10,49 | 9     |      |
| <b>BAT-1'02-D3-47</b>     | IZQ  | BAT-1      | 114,31 | 18,63 | 11    | 10,2  | 8,73 |
| <b>BAT-1'02-E6-208 i</b>  | IZQ  | BAT-1      | 112,85 | 15,6  | 9,9   | 10,05 |      |
| <b>BAT-3'06-603</b>       | IZQ  | BAT-3      | 101,95 | 15,45 | 9,34  | 9,94  | 7,3  |
| <b>BAT-10'12-D6-160a</b>  | IZQ  | BAT-10     | 112,12 | 16,65 | 9,4   | 9,88  | 7,9  |

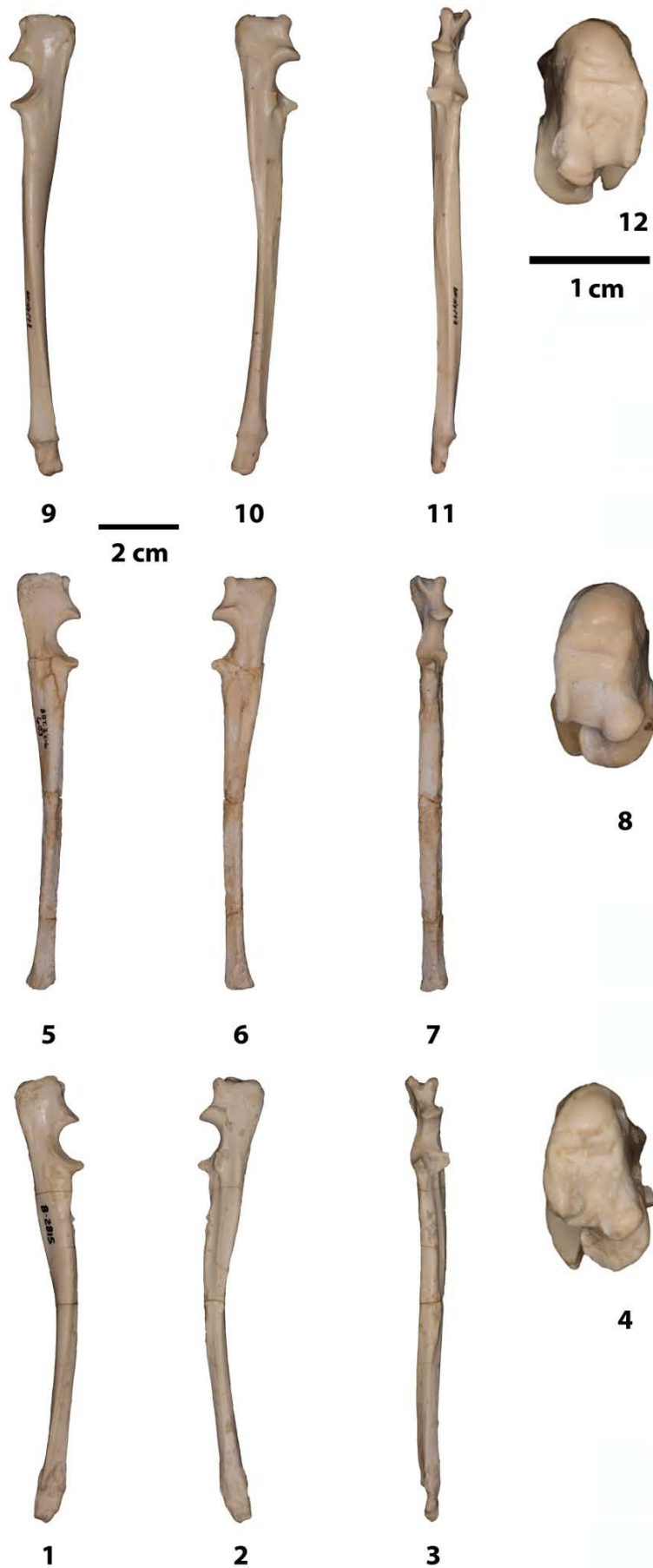
Tabla 6.7.2. Medidas del radio de *Protictitherium crassum* de Batallones-1, 3 y 10.

Figura 6.7.1. Ulnas de los yacimientos del Cerro de los Batallones

**1-4-** Batallones-1- Vista medial, craneal, lateral, caudal, distal y proximal. HÚMERO IZQUIERDO B-5466.

**5-8-** Batallones-3. Vista medial, craneal, lateral, caudal, distal y proximal. HÚMERO DERECHO BAT-3'11 315.

**9-12-** Batallones-10. Vista medial, craneal, lateral, caudal, distal y proximal. HÚMERO IZQUIERDO BAT-10'13 D5-126.



## **6.8. FÉMUR**

El fémur articula en la epífisis proximal con el coxal y con la tibia y la rótula en la epífisis distal.

### **EPÍFISIS PROXIMAL**

En la epífisis proximal se distinguen: la cabeza femoral, el trocánter mayor y el trocánter menor y la fosa trocantérica.

La cabeza femoral es lisa, subesférica y se encuentra situada en el margen medial de la epífisis. Se encuentra separada de la diáfisis por un cuello robusto que se encuentra comprimido en sentido cráneo-caudal y que se proyecta en sentido próximo-medial, de forma que la cabeza femoral sobresale en este sentido, destacando ligeramente por encima del nivel del trocánter mayor.

El trocánter mayor se localiza en el margen lateral de la epífisis presentando un moderado desarrollado en sentido próximo-lateral. El margen craneal de este trocánter se curva latero-caudalmente dando lugar a una cresta que se denomina tuberosidad gluteal.

En cuanto al trocánter menor se sitúa en la cara caudal en el borde caudo-medial de la epífisis proximal, distalmente a la cabeza femoral.

Entre el trocánter mayor y menor se halla la cresta intertrocantérica

En la cara caudal y limitada por el trocánter mayor, la cresta intertrocantérica y el cuello de la cabeza femoral se encuentra la fosa trocantérica. Esta fosa es profunda y relativamente abierta. En ella se inserta el ligamento de la cabeza del fémur (*lig. capitis femoris*), que termina en la fosa acetabular del coxal.

### **DIÁFISIS**

La diáfisis del fémur muestra una sección elíptica, siendo lisa y casi recta con una muy tenue convexidad en la cara craneal.

En la cara lateral presenta una línea cresta lateral ligeramente definida que recorre casi toda la diáfisis

### **EPÍFISIS DISTAL**

La epífisis distal se encuentra ligeramente curvada con respecto a la diáfisis en sentido craneal.

En la cara caudal se observan los cóndilos de articulación con la tibia, el cóndilo lateral y el medial, separados por una profunda fosa intercondilar.

En la cara craneal se encuentra la tróclea femoral que articula con la rótula. Con una morfología rectangular, convexa en sentido próximo-distal y con unos márgenes lateral y medial muy marcados.

El cóndilo lateral y el medial se encuentran proyectados caudalmente respecto de la superficie de la diáfisis y separados por la fosa intercondilar, por donde discurren varios ligamentos de la articulación femoro-tibial.

La epífisis proximal de *Protictitherium* es similar a la de *Canis aureus*

El borde craneal de la cabeza articular del fémur, forma un ángulo respecto del eje longitudinal del fémur, de una posición aproximadamente horizontal a un ángulo de 45°. En *Protictitherium crassum* esta posición es muy similar a *Felis*, encontrándose en una posición intermedia entre *Genetta* y *Canis*.

La longitud del cuello es similar en todas las especies, no siendo significativo.

*Protictitherium crassum* tiene la posición y desarrollo del trocánter menor ligeramente mayor que en *Canis* y *Felis*, pero no en posición más medial.

La proyección caudal de los cóndilos de la epífisis distal de menos a más llevaría este orden: *Genetta* – *Felis* – *Protictitherium* - *Canis*.

A continuación se adjuntan las tablas de todas las medidas realizadas al fémur de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones con su correspondiente tabla de las medidas descriptivas. Tablas 6.8.1 y 6.8.2. También, se muestra en la figura 6.8.1 las fotografías de algunos fémures de cada uno de los yacimientos de Batallones estudiados: Batallones 1, 3 y 10.

| SIGLA            | LADO | YACIMIENTO | L       | PF1   | PF2   | DF1     | DF2   | DF3   |
|------------------|------|------------|---------|-------|-------|---------|-------|-------|
| B-94             | DER  | BAT-1      | 116,98  | 26,29 | 11,37 | 22,09   | 21,41 | 15,02 |
| B-1715           | DER  | BAT-1      | 129,21  | 28,75 | 12,95 | 24,84   | 22,45 | 15,46 |
| B-2053           | DER  | BAT-1      |         |       |       | 21,19   | 23,6  | 15,96 |
| B-2808           | DER  | BAT-1      | 123,08  | 28,38 | 12,86 | 24,37   | 23,74 | 16,8  |
| B-5257-2         | DER  | BAT-1      | 119,26  | 26,59 | 12,15 | 18,22   | 22,17 | 16,05 |
| BAT-1'01-E7-3    | DER  | BAT-1      | 127,45  | 30,2  | 13,04 | 22,16   | 21,4  | 15,8  |
| BAT-1'04-C4-26   | DER  | BAT-1      | 116,16  | 26,59 | 11,81 | 21,44   | 22,12 | 15,16 |
| BAT-1'05-E4-205  | DER  | BAT-1      | 110,76  | 25,39 | 10,79 | 20,43   | 21,28 | 14,87 |
| BAT-3'06-156     | DER  | BAT-3      | 116,11  | 28,06 | 11,44 | 22,36   | 20,73 | 15,72 |
| BAT-3'10-669     | DER  | BAT-3      | 128 +   | 25,95 | 13,03 | 22,32   | 21,63 | 15,11 |
| BAT-3'11-1519    | DER  | BAT-3      |         |       |       | 19,81   | 19,96 | 13,56 |
| BAT-3'12-623     | DER  | BAT-3      |         | 23,33 | 10,8  |         |       |       |
| BAT-3'12-2773    | DER  | BAT-3      | 105,8   |       | 10,35 |         |       |       |
| BAT-3'13-2055    | DER  | BAT-3      | 103,42  | 25,33 | 10,45 | 20,41   | 19,08 | 12,78 |
| BAT-10'13-D5-53  | DER  | BAT-10     | 112,43  | 26,36 | 11,53 |         |       |       |
| BAT-10'14-E2-9   | DER  | BAT-10     | 120,16  | 26,63 | 11,64 | 21,84   | 22,27 | 15,4  |
| B-95 (3)         | IZQ  | BAT-1      | 115,64  | 26,94 | 11,34 | 21,54   | 21,8  | 14,8  |
| B-161            | IZQ  | BAT-1      |         | 25,26 | 11,22 |         |       |       |
| B-2168           | IZQ  | BAT-1      | 127,82  | 28,34 | 12,96 | 24,36   | 23,69 | 15,34 |
| B-2604           | IZQ  | BAT-1      | 123,4   | 28,26 | 12,84 | 24,38   | 23,02 | 14,87 |
| B-2935           | IZQ  | BAT-1      |         |       |       | 23,17   | 16,28 | 13,41 |
| B-3139           | IZQ  | BAT-1      | 125,24  | 30,36 | 12,28 | 23,27   | 24,25 | 16,13 |
| BAT-1'01-D5-101  | IZQ  | BAT-1      | 104,5   | 24,53 | 10,66 | 20,88   | 20,58 | 14    |
| BAT-1'02-C6-92   | IZQ  | BAT-1      | 114,76  | 26,11 | 11,6  | 21,76   | 21,36 | 16,34 |
| BAT-1'02-E6-211  | IZQ  | BAT-1      | 114,98  | 25,99 | 11,38 | 21,83   | 21,46 | 12,9  |
| BAT-1'03-D5-81a  | IZQ  | BAT-1      | 120,1   | 26,68 | 11,44 | 21      | 20,41 | 13,89 |
| BAT-1'04-E6-D6 a | IZQ  | BAT-1      | 99,92 + | 22,84 | 9,82  | 19,2    | 17,76 | 12,33 |
| BAT-3'06-165     | IZQ  | BAT-3      |         | 28    | 11,51 |         |       |       |
| BAT-3'08-969     | IZQ  | BAT-3      | 109,89  | 25,82 | 10,41 | 20,35 + | 19    | 14,68 |
| BAT-3'09-1238    | IZQ  | BAT-3      | 101,04  | 22,26 | 11,01 | 19,31   | 19,46 | 15,72 |
| BAT-10'07-D5-72  | IZQ  | BAT-10     |         |       |       | 21,51   | 23,11 | 15,5  |
| BAT-10'13-D5-125 | IZQ  | BAT-10     | 112,05  | 24,57 | 11,51 | 20,81   | 20,75 | 15,07 |
| BAT-10'13-F4-22  | IZQ  | BAT-10     | 116,97  | 26,14 | 11,07 | 20,37   | 20,74 | 15,13 |

|                   |            |
|-------------------|------------|
|                   | <b>PF2</b> |
| CABEZAS FEMORALES | <b>DCF</b> |
| B-3522            | 11,42      |
| B-4713            | 10,64      |
| B-2933            | 9,27       |
| B-2934            | 11,56      |

Tabla 6.8.1. Medidas del fémur de *Protictitherium crassum* de Batallones-1, 3 y 10.

**FÉMUR**

|                         | N  | Rango  | Mínimo | Máximo | Media    | Desviación<br>estándar | Varianza |
|-------------------------|----|--------|--------|--------|----------|------------------------|----------|
| L                       | 26 | 129,21 | 0,00   | 129,21 | 107,2004 | 32,43159               | 1051,808 |
| PF1                     | 28 | 8,10   | 22,26  | 30,36  | 26,4268  | 1,95315                | 3,815    |
| PF2                     | 29 | 3,22   | 9,82   | 13,04  | 11,5607  | ,89334                 | ,798     |
| DF1                     | 28 | 24,84  | 0,00   | 24,84  | 20,8882  | 4,40777                | 19,428   |
| DF2                     | 28 | 7,97   | 16,28  | 24,25  | 21,2682  | 1,83939                | 3,383    |
| DF3                     | 28 | 4,47   | 12,33  | 16,80  | 14,9214  | 1,12406                | 1,264    |
| N válido (por<br>lista) | 24 |        |        |        |          |                        |          |

Tabla 6.8.2. Estadística descriptiva del fémur de *Protictitherium crassum*.

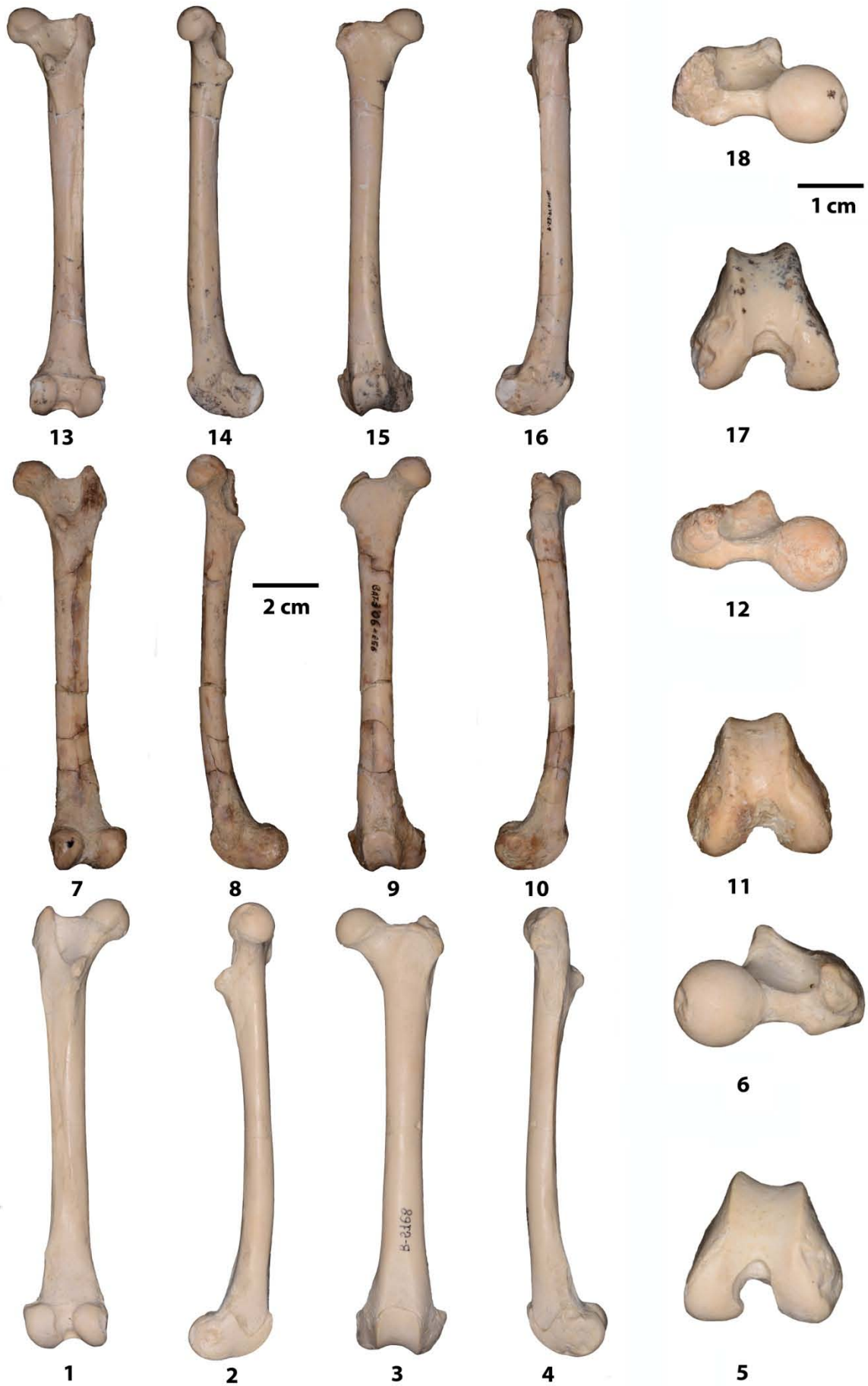
---

Figura 6.8.1. Fémures de los yacimientos del Cerro de los Batallones

**1-6-** Batallones-1- Vista caudal, medial, craneal, lateral, distal y proximal. FÉMUR IZQUIERDO  
B-2168.

**7-12-** Batallones-3. Vista caudal, medial, craneal, lateral, distal y proximal. FÉMUR DERECHO  
BAT-3'06-156.

**13-18-** Batallones-10. Vista caudal, medial, craneal, lateral, distal y proximal. FÉMUR DERECHO  
BAT-10'14 E2-9.





## 6.9. TIBIA

La tibia articula proximalmente con el fémur, lateralmente con la fíbula (proximal y distal) y distalmente con el astrágalo.

### EPÍFISIS PROXIMAL

La epífisis proximal está formada por los dos cóndilos (lateral y medial) y la tuberosidad tibial. La superficie de articulación proximal tiene una forma triangular, donde la mitad craneal está formada por la tuberosidad tibial y la mitad caudal está ocupada por las superficies de articulación de los dos cóndilos femorales. Estas superficies articulares son muy parecidas en tamaño y forma. Ambas superficies están separadas por la eminencia intercondilar, constituida por los tubérculos intercondilares lateral y medial, separados por una zona rugosa intermedia denominada área intercondilar central

Los cóndilos están separados caudalmente por la incisura poplítea, que forma una fosa en la cara caudal por donde discurre el músculo *popliteus*.

En el margen caudo-distal del cóndilo lateral se encuentra una faceta con la que articula la fíbula. Muy próxima a esta faceta, próximo-cranealmente, se encuentra el área de inserción del músculo *fibularis longus*.

En la zona caudal del cóndilo medial se encuentra un área redondeada donde inserta el músculo *semimembranosus*.

La tuberosidad tibial está muy desarrollada y presenta una superficie muy rugosa donde se inserta el fuerte ligamento patelar que une a la tibia con la rótula. Se encuentra inclinada en sentido próximo-distal. En el margen lateral existe una concavidad, la fosa tibial, donde se inserta el músculo *tibialis cranialis*. En el borde latero-craneal se inserta el músculo *biceps femoris*. Distalmente a esta tuberosidad, y hasta aproximadamente la mitad de la diáfisis, a lo largo del margen craneal se encuentra la cresta tibial poco desarrollada y marcada.

En el margen craneal de los cóndilos y la tuberosidad tibial se encuentra un canal ligeramente ancho y definido desarrollado en sentido latero-medial por el que discurre el tendón del músculo *extensor digitorum longus*. La superficie de la cara lateral adyacente a este cóndilo es rugosa y forma una concavidad denominada fosa tibial. En el margen cráneo-distal de este cóndilo se encuentra la zona de inserción del músculo *tibialis cranialis*, ocupando parte de la fosa tibial.

## DIÁFISIS

La diáfisis está comprimida en sentido latero-medial, sobre todo en la mitad proximal, mostrando una sección triangular.

En la zona proximal de la cara lateral se encuentra una concavidad denominada fosa tibial, y en su margen cráneo proximal inserta el músculo *tibialis cranialis*.

Lo más destacable de la cara caudal son las marcas que delimitan y forman parte de varias superficies de inserción de los diferentes músculos de la extremidad posterior. La línea que se encuentra en la zona más medialmente es la denominada línea poplítea, que limita lateralmente la superficie donde inserta el músculo *popliteus*, constituida por el área triangular que se extiende entre esta línea y el borde medial de la tibia.

## EPÍFISIS DISTAL

La epífisis distal está ocupada principalmente por la superficie de articulación con el astrágalo, que está formada por dos surcos desarrollados en sentido cráneo-caudal. El surco lateral situado en la zona lateral de la epífisis está abierto, es decir, no presenta pared en este margen. En la zona proximal de la cara lateral se encuentra una faceta de pequeño tamaño que articula con la epífisis distal de la fíbula. La zona craneal de este surco está formada por un saliente pronunciado. El surco medial es marcadamente más profundo y estrecho. En su margen medial existe un engrosamiento que forma la pared medial. Tanto esta pared medial como el saliente situado en el margen craneal del surco lateral presentan una altura similar.

El margen caudal de la epífisis es rugoso presentando unos pequeños bordes crestados que sirven de paso para los tendones de los músculos *tibialis caudalis* y *flexor digitorum medialis*.

La separación entre los surcos en el margen caudal forma un saliente con una altura similar a los situados en la pared medial y margen craneal.

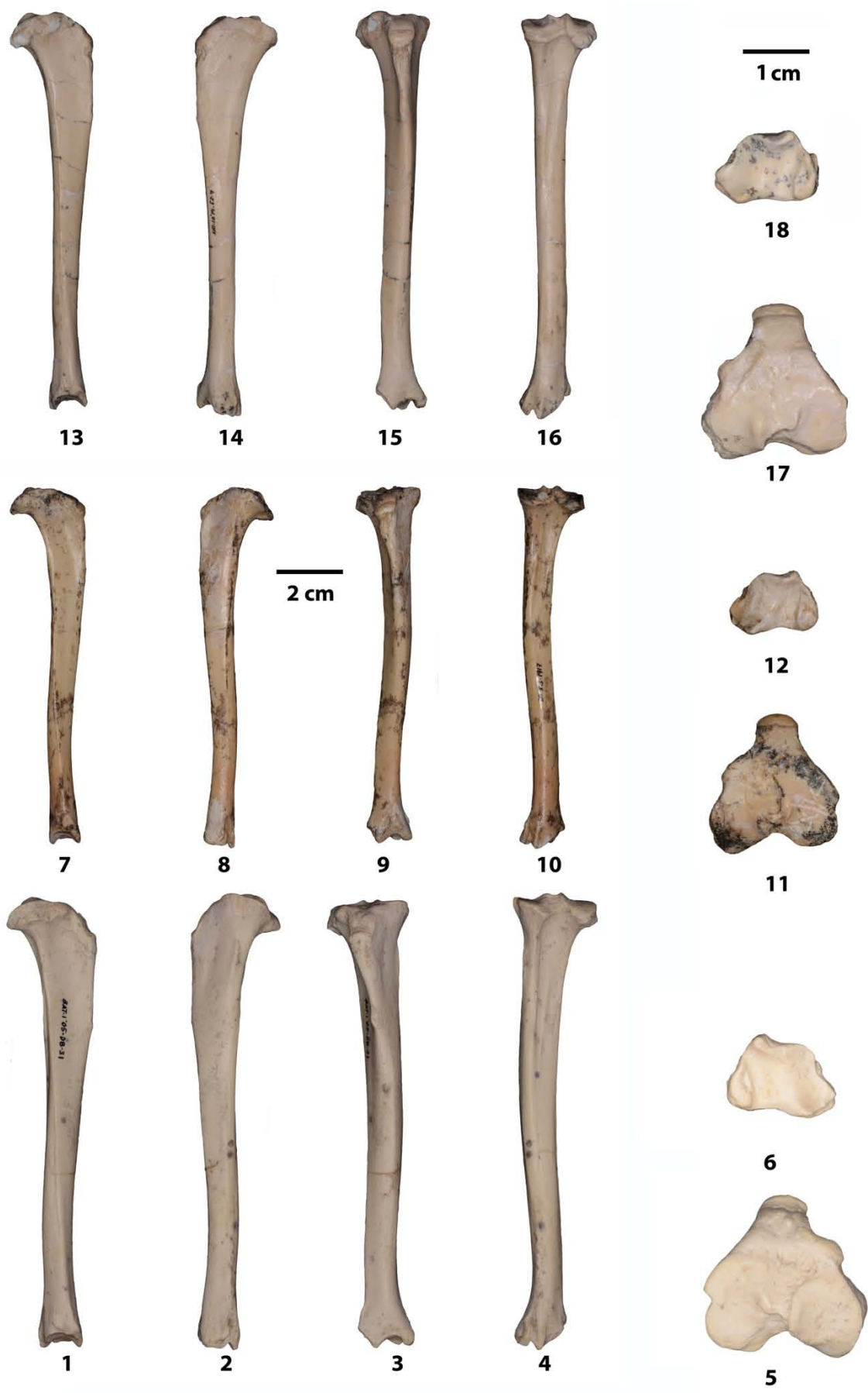
A continuación se adjuntan las tablas de todas las medidas realizadas a la tibia de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones con su correspondiente tabla de las medidas descriptivas (Tablas 6.9.1 y 6.9.2). También, se muestra en las figuras 6.9.1 y 6.9.2 las fotografías de algunas tibias de cada uno de los yacimientos de Batallones estudiados: Batallones 1, 3 y 10.

| SIGLA                 | LADO | YACIMIENTO | L      | PT1   | PT2   | PT3   | PT4   | DT1   | DT2   | DT3   |
|-----------------------|------|------------|--------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| B/S-550               | DER  | BAT-1      |        |       |       |       |       | 15,55 | 10,46 | 9,5   |
| B-193                 | DER  | BAT-1      | 117,54 | 22    | 22,74 | 13,68 | 14,31 | 15,55 | 10,72 | 10,5  |
| B-283                 | DER  | BAT-1      | 112,77 | 21,92 | 22,12 | 12,73 | 14,65 | 15,17 | 10,05 | 9,04  |
| B-2120                | DER  | BAT-1      | 131,03 | 23,76 | 24,87 | 23,64 | 15,17 | 17,7  | 12,68 | 12,28 |
| B-2545                | DER  | BAT-1      |        |       |       |       |       | 15,47 | 10,78 | 9,68  |
| B-2807                | DER  | BAT-1      | 119,7  | 25,69 | 24,18 | 15    | 15    | 17,68 | 12,33 | 10,51 |
| B-2867                | DER  | BAT-1      | 109,3  |       |       |       |       | 13,93 | 10,25 | 9,3   |
| B-3521(1)             | DER  | BAT-1      |        |       |       |       |       | 15,92 | 10,49 | 9,07  |
| B-4189                | DER  | BAT-1      |        |       |       |       |       | 15,64 | 11,1  | 10,37 |
| BAT-1'02-D6-101 y 102 | DER  | BAT-1      |        | 22,65 | 20,78 | 14,37 | 15,57 | 16,24 | 10,85 | 9,65  |
| BAT-1'02-E6-212A      | DER  | BAT-1      | 117,87 | 23,32 | 21,88 | 13,26 | 11,44 | 15,6  | 11,03 | 9,91  |
| BAT-1'04-D6-147       | DER  | BAT-1      |        | 25,1  | 16,35 | 17,18 |       | 17    | 10,72 | 9,86  |
| BAT-1'04-D7-30        | DER  | BAT-1      | 118,78 | 22,17 | 21,88 | 13,48 | 12,86 | 14,67 | 10,21 | 9,37  |
| BAT-1'05-D8-31        | DER  | BAT-1      | 132,55 | 25,15 | 25,14 | 14,87 | 15    | 17,15 | 11,77 | 10,33 |
| BAT-3'10-385          | DER  | BAT-3      |        |       |       |       |       |       | 9,45  | 9,53  |
| BAT-3'11 b            | DER  | BAT-3      | 110,5  | 21,85 | 20,69 | 12,76 | 10,86 | 14,22 | 10,28 | 8,9   |
| BAT-3'13-1917         | DER  | BAT-3      | 105,3  | 20,3  | 20,45 | 14,97 | 12,93 | 14,03 | 9,27  | 8,06  |
| BAT-10'13-D5-123      | DER  | BAT-10     |        |       |       |       |       | 16,1  | 10,72 | 9,65  |
| BAT-10'14-E2-7        | DER  | BAT-10     | 117,98 | 21,76 | 22,97 | 13,6  | 14,03 | 16,3  | 10,92 | 9,72  |
| BAT-10'14-G5-26       | DER  | BAT-10     | 115,54 | 21,69 | 21,38 | 11,9  | 12,12 | 15,33 | 10,2  | 9,08  |
| B/S-2866              | IZQ  | BAT-1      |        |       |       |       |       | 14,75 | 10,42 | 9,5   |
| B-100                 | IZQ  | BAT-1      | 118,2  | 22,35 | 23,83 | 12,92 | 14,2  |       |       |       |
| B-2159                | IZQ  | BAT-1      | 119,46 |       |       |       |       | 15,93 | 10,65 | 9,41  |
| B-2243 (1 y 2)        | IZQ  | BAT-1      |        | 21,51 | 22,84 | 12,86 | 12,88 | 15,56 | 10,7  | 9,08  |
| B-2603 (1)            | IZQ  | BAT-1      | 119,92 | 25,05 | 23,92 | 13,9  | 14,8  | 17,46 | 11,1  | 10,51 |
| B-2878                | IZQ  | BAT-1      |        |       |       |       |       | 15,35 | 10,68 | 9,62  |
| B-4243                | IZQ  | BAT-1      | 130,76 | 22,78 | 22,37 | 15,23 | 12,79 | 17,7  | 12,86 | 11,82 |
| BAT-5257-9            | IZQ  | BAT-1      | 122,54 | 23    | 23,5  | 13,14 | 13,74 | 15,47 | 10,85 | 9,66  |
| BAT-1'06-F6-74        | IZQ  | BAT-1      | 117,36 | 23    | 22,9  | 13,62 | 14,35 | 15,94 | 11,13 | 9,98  |
| BAT-1'07-E3-69        | IZQ  | BAT-1      | 106,4  | 20,3  | 18,37 | 11,08 | 12,61 | 13,27 | 9,36  | 8,76  |
| BAT-3'06-210          | IZQ  | BAT-3      | 115,18 | 22,79 | 22,92 | 13,4  | 13,04 | 15,27 | 10,1  | 9,44  |
| BAT-3'08-696          | IZQ  | BAT-3      |        |       |       |       |       | 14,22 | 9,24  | 8,24  |
| BAT-3'09-251          | IZQ  | BAT-3      |        |       |       |       |       | 15,83 | 11,07 | 9,97  |
| BAT-3'11-441          | IZQ  | BAT-3      | 86,8   | 16,43 | 14,51 | 11,31 | 9,15  | 11,51 | 10,2  |       |
| BAT-3'12-91           | IZQ  | BAT-3      |        |       |       |       |       | 15,24 | 10,75 | 9,49  |
| BAT-3'12-363          | IZQ  | BAT-3      |        | 19,73 | 21,29 | 12,05 | 15,1  | 14,38 | 9,86  | 8,95  |
| BAT-3'12-508          | IZQ  | BAT-3      |        |       |       |       |       | 14,27 | 10,74 | 9,51  |
| BAT-3'12-1118         | IZQ  | BAT-3      |        |       |       |       |       | 14,06 | 8,95  | 7,76  |
| BAT-3'12-2101         | IZQ  | BAT-3      |        |       |       |       |       | 15,27 | 9,76  | 8,71  |
| BAT-3'13-1162         | IZQ  | BAT-3      |        | 22    | 19,88 | 10,91 | 12    |       |       |       |
| BAT-10'07-D5-24       | IZQ  | BAT-10     | 112,24 | 22,86 | 22,1  | 13,6  | 11,96 | 15,91 | 10    |       |

Tabla 6.9.1. Medidas de la tibia de *Protictitherium crassum* de Batallones-1, 3 y 10.

| TIBIA                |    |       |        |        |          |                     |          |
|----------------------|----|-------|--------|--------|----------|---------------------|----------|
|                      | N  | Rango | Mínimo | Máximo | Media    | Desviación estándar | Varianza |
| L                    | 22 | 45,75 | 86,80  | 132,55 | 116,2600 | 9,72005             | 94,479   |
| PT1                  | 25 | 9,26  | 16,43  | 25,69  | 22,3664  | 1,94574             | 3,786    |
| PT2                  | 25 | 10,63 | 14,51  | 25,14  | 21,7544  | 2,47366             | 6,119    |
| PT3                  | 25 | 12,73 | 10,91  | 23,64  | 13,8184  | 2,48495             | 6,175    |
| PT4                  | 24 | 6,42  | 9,15   | 15,57  | 13,3567  | 1,59003             | 2,528    |
| DT1                  | 38 | 6,19  | 11,51  | 17,70  | 15,4379  | 1,28127             | 1,642    |
| DT2                  | 39 | 3,91  | 8,95   | 12,86  | 10,5821  | ,85011              | ,723     |
| DT3                  | 37 | 4,52  | 7,76   | 12,28  | 9,5870   | ,87517              | ,766     |
| N válido (por lista) | 17 |       |        |        |          |                     |          |

Tabla 6.9.2. Estadística descriptiva de la tibia de *Protictitherium crassum*.



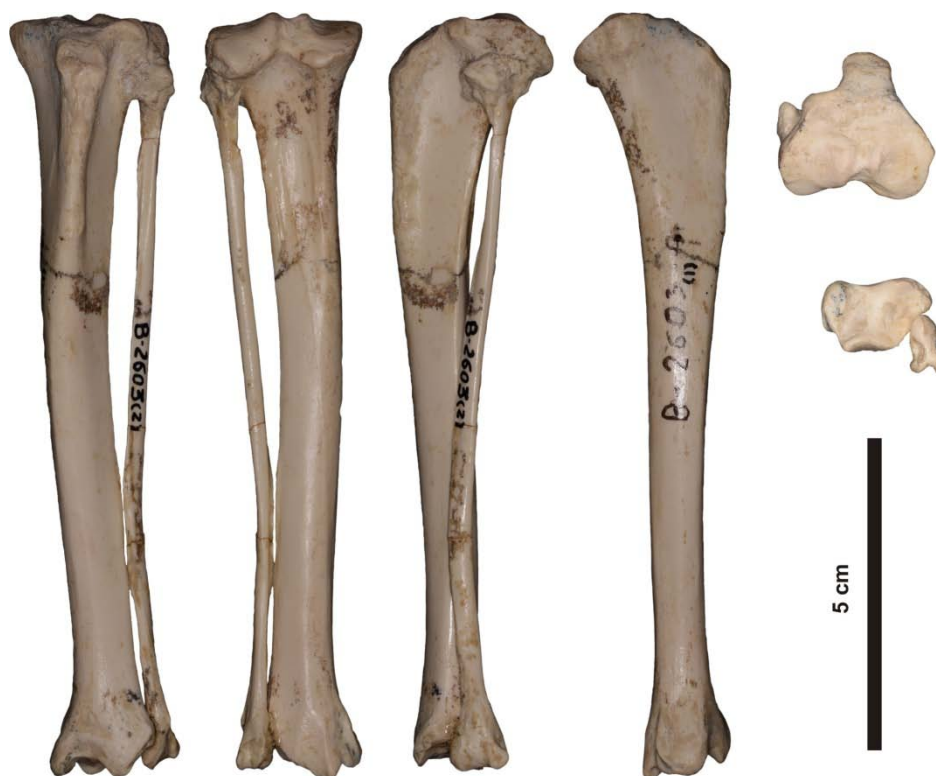


Figura 6.9.2. B-263 (1) y (2): Tibia en conexión anatómica con la fibula de *Protictitherium crassum* del yacimiento de Batallones 1

---

Figura 6.9.1. Tibias de los yacimientos del Cerro de los Batallones.

**1-6-** Batallones-1- Vista medial, lateral, craneal, caudal, proximal y distal. TIBIA DERECHA.

BAT-1'05-D8-31.

**7-12-** Batallones-3. Vista medial, lateral, craneal, caudal, proximal y distal. TIBIA DERECHA.

BAT-3'13-1917.

**13-18-** Batallones-10. Vista medial, lateral, craneal, caudal, proximal y distal. TIBIA DERECHA.

BAT-10'14-E2-7.

## 6.10. FÍBULA

La fíbula es un hueso muy grácil y muy fino que articula con la tibia proximalmente y con ésta y el astrágalo distalmente. Está comprimida en sentido latero-medial y posee una longitud similar a la tibia.

Este hueso al ser estrecho y largo es extremadamente delicado. A pesar de ello, en los yacimientos del Cerro de los Batallones se han documentado 24 fíbulas, la mayoría de ellas fragmentadas, pero algunas completas, e incluso una en conexión anatómica con la tibia.

Tanto la epífisis proximal como la distal se encuentran ensanchadas en sentido cráneo-caudal y comprimidas en sentido latero-medial.

### EPÍFISIS PROXIMAL

La epífisis proximal forma el cuello fibular en su unión con la diáfisis.

En el margen craneal existe una zona rugosa donde se origina el músculo *fibularis longus*.

En el margen próximo-medial de la cabeza fibular se encuentra una faceta denominada *facies articularis capitis fibulae* que articula con una faceta similar en la tibia. La articulación proximal con la tibia se produce en el margen latero-caudal del cóndilo lateral.

La zona medial y medio-caudal de la cabeza y cuello fibular forman parte del área de origen del músculo *tibialis caudalis*. Próximo a éste se encuentran las áreas de inserción del músculo *flexor digitorum lateralis* y del músculo *soleus* que se origina en la zona caudal de la cabeza.

### DIÁFISIS

La diáfisis es muy delgada con una sección subtriangular.

A lo largo de la diáfisis se encuentran las áreas de inserción de varios músculos: *flexor digitorum lateralis* (en la parte proximal del margen caudo-lateral); *extensor digitorum lateralis* (en el tercio proximal del margen cráneo-lateral); *extensor digiti I longus* (distalmente al anterior); y por último, en sentido distal, el músculo *fibularis brevis*.

En el margen distal de la diáfisis existen dos crestas: una desarrollada en sentido cráneo-lateral y otra en sentido medio-caudal.

## EPÍFISIS DISTAL

La epífisis distal presenta dos tubérculos, situados uno en el margen craneal y el otro en el caudal, separados por una hendidura distal que en la cara medial coincide con una fosa muy marcada.

A ambos lados del tubérculo caudal se desarrollan dos surcos. Uno de los surcos se encuentra en la cara lateral de la epífisis, cranealmente al tubérculo caudal, y por él pasa el tendón del músculo *fibularis longus*. El otro surco se desarrolla en el margen caudal de la epífisis y del tubérculo, y por él discurren los tendones de los músculos *extensor digitorum lateralis* y *fibularis brevis*.

En la cara medial en su margen craneal se encuentra la superficie de articulación (*facies articularis malleoli*) que descansa en la superficie próximo-lateral del astrágalo.

A continuación se adjuntan las tablas de las medidas descriptivas y de las medidas realizadas a la fíbula de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones (Tablas 6.10.1 y 6.10.2). También, se muestra en la figura 6.10.1 las fotografías de algunas fíbulas de los yacimientos de Batallones estudiados: Batallones 1 y 10.

FÍBULA

|                      | N  | Rango | Mínimo | Máximo | Media    | Desviación estándar | Varianza |
|----------------------|----|-------|--------|--------|----------|---------------------|----------|
| L                    | 8  | 11,26 | 102,64 | 113,90 | 108,9188 | 3,75263             | 14,082   |
| LP                   | 9  | 4,21  | 8,36   | 12,57  | 10,4011  | 1,37136             | 1,881    |
| AP                   | 9  | 1,53  | 4,42   | 5,95   | 5,0367   | ,45798              | ,210     |
| LD                   | 23 | 4,31  | 6,93   | 11,24  | 8,9461   | ,93547              | ,875     |
| AD                   | 24 | 2,34  | 4,40   | 6,74   | 5,2838   | ,56309              | ,317     |
| N válido (por lista) | 6  |       |        |        |          |                     |          |

Tabla 6.10.1. Estadística descriptiva de la fíbula de *Protictitherium crassum*.



| SIGLA            | LADO | YACIMIENTO | L       | LP    | AP   | LD    | AD   |
|------------------|------|------------|---------|-------|------|-------|------|
| B-50             | DER  | BAT-1      |         |       |      | 8,82  | 5,17 |
| B-1000           | DER  | BAT-1      |         |       |      | 8,5   | 5,23 |
| B-1302           | DER  | BAT-1      |         |       |      | 8,27  | 5,25 |
| B-1716           | DER  | BAT-1      | 113,90+ |       |      | 9,9   | 6,03 |
| B-2811           | DER  | BAT-1      | 112,76  | 10,96 | 5,3  | 9,92  | 5,28 |
| B-2881           | DER  | BAT-1      |         |       |      | 8,62  | 5,62 |
| B-5284           | DER  | BAT-1      |         | 9,72  | 4,69 | 8,82  | 4,92 |
| BAT-1'02-E6-212B | DER  | BAT-1      | 109,74  | 10,89 | 4,42 | 9,4   | 4,55 |
| BAT-1'03-D6-43   | DER  | BAT-1      |         |       |      | 9,59  | 5,95 |
| BAT-1'06-D4-111  | DER  | BAT-1      |         | 12,57 | 5,2  | 11,24 | 6,74 |
| BAT-3'05-580     | DER  | BAT-3      |         |       |      | 8,62  | 5,63 |
| BAT-3'08-115     | DER  | BAT-3      |         |       |      | 7,68  | 4,4  |
| BAT-3'11 c       | DER  | BAT-3      |         |       |      | 8,35  | 4,92 |
| BAT-3'12-282     | DER  | BAT-3      |         |       |      | 6,93  | 4,9  |
| BAT-10'13-D5-124 | DER  | BAT-10     | 108,52  | 8,36  | 5,01 | 9     | 5,12 |
| BAT-10'14-E2-8   | DER  | BAT-10     | 107,25  | 10,16 | 4,85 | 9,02  | 4,9  |
| B-2242 (2)       | IZQ  | BAT-1      |         |       |      | 10,68 | 5,44 |
| B-2603 (2)       | IZQ  | BAT-1      | 105,52  | 8,56  | 4,64 | 8,63  | 4,92 |
| B-2879           | IZQ  | BAT-1      | 102,64  | 10,72 | 5,27 |       | 5,6  |
| B-2880           | IZQ  | BAT-1      |         |       |      | 9,15  | 6,13 |
| B-5070           | IZQ  | BAT-1      | 111,02  | 11,67 | 5,95 | 9,48  | 4,75 |
| BAT-1'03-D4      | IZQ  | BAT-1      |         |       |      | 8,53  | 5,78 |
| BAT-1'07-E3-70   | IZQ  | BAT-1      |         |       |      | 8,03  | 4,68 |
| BAT-3'12-2946    | IZQ  | BAT-3      |         |       |      | 8,58  | 4,9  |

Tabla 6.10.2. Medidas de la fíbula de *Protictitherium crassum* de Batallones-1 y 3.

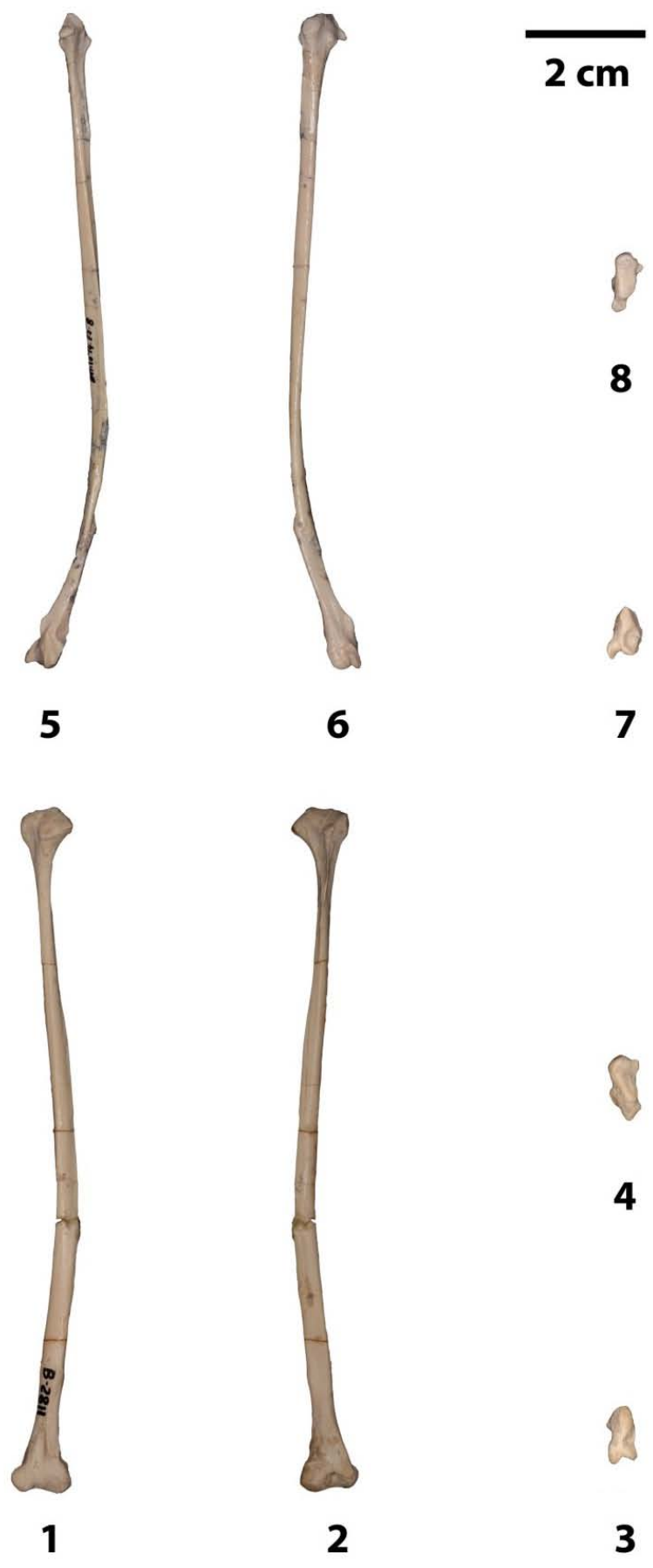
Figura 6.10.1. Fíbulas de los yacimientos del Cerro de los Batallones.

**1-4-** Batallones-1- Vista lateral, medial, distal y proximal. FÍBULA DERECHA

B-2811.

**5-8-** Batallones-10. Vista caudal, craneal, distal y proximal. FÍBULA DERECHA

BAT-10'14 E2-8.



## 6.11. COLUMNA VERTEBRAL

Se dispone de una muestra de vértebras bastante completa de *Protictitherium crassum* en el Cerro de los Batallones. El motivo es el hallazgo de dos columnas vertebrales en conexión anatómica en dos yacimientos distintos: Batallones-1 y Batallones-10. Además, contamos con vértebras aisladas de los tres yacimientos de Batallones-1, 3 y 10. El total de estas vértebras representan la práctica totalidad de la columna vertebral de esta especie, que hasta ahora se desconocía.

El resultado es la representación de las vértebras de las cinco regiones de la columna vertebral: cervical, torácica, lumbar, sacra y caudal.

La fórmula axial o vertebral de *Protictitherium crassum* consta de 7 vértebras cervicales (atlas, axis, C3-C4-C5-C6-C7), 13 vértebras torácicas, 7 lumbares, 3 sacras y más de 20 caudales.

La serie cervical está formada por un número total de 7 vértebras. Este número de vértebras es bastante constante en los carnívoros y en general en los mamíferos (Narita y Kuratani, 2005).

La serie torácica y lumbar de *Protictitherium crassum* está formada por un total de 20 vértebras (13 vértebras torácicas y 7 lumbares), también un número relativamente constante en los carnívoros. Sin embargo, pueden existir pequeñas variaciones entre los diferentes grupos de estos. Los hiénidos, por ejemplo, muestran una zona lumbar reducida, presentando 4-5 vértebras (Spoor y Badoux, 1988), en cambio félidos, vivérridos, cánidos y herpéstidos muestran una proporción de 13 vértebras torácicas y 7 lumbares, mientras que úrsidos, mustélidos y procyonidos suelen experimentar también un acortamiento de la zona lumbar, presentando generalmente 5 ó 6 lumbares (Narita y Kuratani, 2005). La máxima expresión de este acortamiento la presenta el panda gigante (*Ailuropoda melanoleuca*) que tiene 13-14 torácicas y 4-5 lumbares (Davis, 1964).

*Protictitherium crassum* conserva 3 vértebras sacras, que se encuentran fusionadas formando el sacro.

En cuanto a las vértebras caudales, en el Cerro de los Batallones se han localizado un total de 13 en conexión anatómica. Con toda seguridad no disponemos de las vértebras más distales, debido a su pequeño tamaño. Probablemente *Protictitherium crassum* conservara una cola larga, como ocurre con los vivérridos y algunos cánidos, en los que el número de vértebras caudales supera las 20.

Se han estudiado un total de 28 vértebras cervicales, 51 vértebras torácicas, 22 vértebras lumbares, 5 sacros y 40 vértebras caudales.

A continuación se muestra en las figuras 6.11.1 y 6.11.2 el atlas, el axis, y las vertebrae cervicales de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones.



Figura 6.11.1. Atlas (B-5462) y axis (B-5463) del Cerro de los Batallones.



Figura 6.11.2. Vértebrae cervicales (B-5468-72) del Cerro de los Batallones.

A continuación se adjuntan las tablas de todas las medidas de la columna vertebral de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones con sus correspondientes tablas de las medidas descriptivas (Tablas de la 6.11.1 a la 6.11.13).

| SIGLA            | YACIMIENTO | AT    | Aa    | Ap    | Lc    | La    |
|------------------|------------|-------|-------|-------|-------|-------|
| B-539            | BAT-1      |       | 29,55 | 22    | 28,85 |       |
| B-1810           | BAT-1      |       | 26,6  | 18,51 | 25,36 | 22,15 |
| B-2074 (41)      | BAT-1      |       | 27,31 | 18,57 |       |       |
| B-2587           | BAT-1      |       | 29,4  | 22,51 |       |       |
| B-2810           | BAT-1      |       | 26,04 | 18,32 |       |       |
| B-5462           | BAT-1      | 45,86 | 27,22 | 19,5  | 28,6  | 23,6  |
| BAT-1'02 E6-204  | BAT-1      |       | 27,22 | 22    | 26,7  |       |
| BAT-1'04-C7-30   | BAT-1      |       | 25,6  | 19,15 | 22,45 | 19,05 |
| BAT-1'04-E6-D6 b | BAT-1      |       | 23,9  | 20,24 |       |       |
| BAT-3'10-220     | BAT-3      |       | 25,49 | 17,91 |       |       |
| BAT-3'13-1112    | BAT-3      | 45,2  | 27,46 | 21,35 | 28,02 | 24,5  |
| BAT-3'13-1313    | BAT-3      |       | 24,35 | 18,58 |       |       |
| BAT-10'12-F4-56  | BAT-10     |       | 25,38 | 18,97 | 24,58 | 20,88 |

Tabla 6.11.1. Medidas del atlas de *Protictitherium crassum* de Batallones-1, 3 y 10.

| ATLAS                |    |       |        |        |         |                     |          |
|----------------------|----|-------|--------|--------|---------|---------------------|----------|
|                      | N  | Rango | Mínimo | Máximo | Media   | Desviación estándar | Varianza |
| AT                   | 2  | ,66   | 45,20  | 45,86  | 45,5300 | ,46669              | ,218     |
| Aa                   | 13 | 5,65  | 23,90  | 29,55  | 26,5785 | 1,70625             | 2,911    |
| LA                   | 13 | 4,60  | 17,91  | 22,51  | 19,8162 | 1,61364             | 2,604    |
| Lc                   | 7  | 6,40  | 22,45  | 28,85  | 26,3657 | 2,36450             | 5,591    |
| La                   | 5  | 5,45  | 19,05  | 24,50  | 22,0360 | 2,16696             | 4,696    |
| N válido (por lista) | 2  |       |        |        |         |                     |          |

Tabla 6.11.2. Estadística descriptiva del atlas de *Protictitherium crassum*.

| SIGLA           | YACIMIENTO | A     | LC    | LE    | HT    |
|-----------------|------------|-------|-------|-------|-------|
| B-2242 (1)      | BAT-1      | 20,22 | 34,62 | 36    | 27,9  |
| B-2544          | BAT-1      | 17,35 | 39,59 | 36,46 | 29,28 |
| B-3519 (4)      | BAT-1      |       | 32,8  |       | 27,06 |
| B-5463          | BAT-1      | 18,6  | 36,3  | 33,14 | 28,62 |
| BAT-1'02 E6-205 | BAT-1      | 18,94 | 36,14 | 35,06 | 26,55 |
| BAT-3'11-793    | BAT-3      | 17,74 |       |       |       |

Tabla 6.11.3. Medidas del axis de *Protictitherium crassum* de Batallones-1 y 3.

| AXIS                 |   |       |        |        |         |                     |          |
|----------------------|---|-------|--------|--------|---------|---------------------|----------|
|                      | N | Rango | Mínimo | Máximo | Media   | Desviación estándar | Varianza |
| A                    | 5 | 2,87  | 17,35  | 20,22  | 18,5700 | 1,12223             | 1,259    |
| LC                   | 5 | 6,79  | 32,80  | 39,59  | 35,8900 | 2,50408             | 6,270    |
| LA                   | 4 | 3,32  | 33,14  | 36,46  | 35,1650 | 1,47036             | 2,162    |
| HT                   | 5 | 2,73  | 26,55  | 29,28  | 27,8820 | 1,11235             | 1,237    |
| N válido (por lista) | 4 |       |        |        |         |                     |          |

Tabla 6.11.4. Estadística descriptiva del axis de *Protictitherium crassum*.

| SIGLA             | VÉRTEBRA | YACIMIENTO | L     | Ar    | Ac    | A1    | A2    |
|-------------------|----------|------------|-------|-------|-------|-------|-------|
| B-2544a           | C3       | BAT-1      | 23,4  | 19,22 |       | 9,36  |       |
| B-2544b           | C4       | BAT-1      | 23,5  | 16,06 | 19,7  | 9,17  |       |
| B-2544c           | C5       | BAT-1      |       | 22,69 | 21,95 |       |       |
| B-2544d           | C6       | BAT-1      |       | 20,96 | 19,72 |       | 9,74  |
| B-2544e           | C7       | BAT-1      | 17,8  | 22,75 | 19,77 | 9,4   | 11,26 |
| B-3519 (3)        | C4       | BAT-1      | 20,33 | 19,39 | 21,32 | 8,56  | 9,65  |
| B-3522 (a)        | C5       | BAT-1      | 19,33 |       |       | 8,53  |       |
| B-3522 (b)        | C6       | BAT-1      |       | 22,93 | 22,53 |       | 10,06 |
| B-3522 (c)        | C7       | BAT-1      | 18,55 | 20,23 | 25,49 | 8,74  | 9,97  |
| B-5468            | C3       | BAT-1      | 21    | 18,7  | 21,57 | 9,31  | 10,1  |
| B-5469            | C4       | BAT-1      | 21,07 | 23,05 | 21,7  | 9,05  | 10,08 |
| B-5470            | C5       | BAT-1      | 17,4  | 24,11 | 21,1  | 9,06  | 11,74 |
| B-5471            | C6       | BAT-1      | 20,11 | 22,6  | 21,14 | 9,02  | 10,4  |
| B-5472            | C7       | BAT-1      | 18,9  | 21,6  | 19,62 | 9,11  |       |
| BAT-1'02-D3-50a   | C3       | BAT-1      | 21,35 | 21,23 | 21,51 | 9,34  | 10,42 |
| BAT-1'02-D3-50b   | C4       | BAT-1      | 21    | 25,08 | 21,56 | 8,97  | 10,44 |
| BAT-1'02-E6-227   | C3       | BAT-1      | 21,3  | 19,41 | 20,92 | 8,96  | 10    |
| BAT-1'02-E6-228   | C4       | BAT-1      | 19,7  |       | 21,04 | 9,6   | 10,02 |
| BAT-1'06-E4-120b  | C        | BAT-1      |       | 17,43 |       |       | 8,3   |
| BAT-3'11-a        | C3       | BAT-3      | 13,6  | 22,12 | 20,2  |       |       |
| BAT-3'11-b        | C4       | BAT-3      |       | 21,45 | 20,42 |       |       |
| BAT-3'11-c        | C5       | BAT-3      |       | 20,29 | 19,62 |       | 8,83  |
| BAT-3'11-d        | C7       | BAT-3      | 14,56 | 19,55 | 17,67 | 10,1  | 10,44 |
| BAT-10'12-D6-137  | C        | BAT-10     | 25,34 |       |       |       |       |
| BAT-10'12-D6-138a | C        | BAT-10     |       |       | 20,46 |       |       |
| BAT-10'12-D6-138b | C        | BAT-10     |       | 23,44 |       |       |       |
| BAT-10'12-D6-146  | C6-C7    | BAT-10     | 20,37 | 22    | 18,85 | 8,8   | 9,43  |
| BAT-10'13-F3-39   | C3       | BAT-10     | 19,6  |       | 17,74 | 11,72 | 14,98 |

Tabla 6.11.5. Medidas de las vértebras cervicales de *Protictitherium crassum* de Batallones-1, 3 y 10.

**CERVICALES**

|                         | N  | Rango | Mínimo | Máximo | Media   | Desviación<br>estándar | Varianza |
|-------------------------|----|-------|--------|--------|---------|------------------------|----------|
| L                       | 22 | 11,74 | 13,60  | 25,34  | 19,5668 | 2,85558                | 8,154    |
| Ar                      | 25 | 9,02  | 16,06  | 25,08  | 21,2008 | 2,10669                | 4,438    |
| Ac                      | 25 | 7,82  | 17,67  | 25,49  | 20,6840 | 1,56788                | 2,458    |
| A1                      | 20 | 3,19  | 8,53   | 11,72  | 9,3445  | ,72483                 | ,525     |
| A2                      | 20 | 6,68  | 8,30   | 14,98  | 10,2595 | 1,36525                | 1,864    |
| N válido (por<br>lista) | 14 |       |        |        |         |                        |          |

Tabla 6.11.6. Estadística descriptiva de las vértebras cervicales de *Protictitherium crassum*.

| SIGLA            | VÉRTEBRA | YACIMIENTO | L     | A     | H     | Ar    | Ac    | A1    | A2    |
|------------------|----------|------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| B-281            | TORÁCICA | BAT-1      | 11,54 |       | 24,83 |       |       | 12,16 | 14,34 |
| B-1717           | TORÁCICA | BAT-1      | 10,38 |       | 30,11 | 10,3  | 8,09  | 11,65 | 14,72 |
| B-2030           | T13      | BAT-1      | 15,97 |       | 21,51 |       |       | 11,07 | 11,36 |
| B-2200           | TORÁCICA | BAT-1      | 12,13 |       |       | 9,66  | 9,43  | 9,31  | 12,31 |
| B-2544f          | TORÁCICA | BAT-1      |       |       |       |       |       |       |       |
| B-2544g          | TORÁCICA | BAT-1      |       |       |       |       |       |       |       |
| B-2544h          | TORÁCICA | BAT-1      |       |       |       |       |       |       |       |
| B-2544i          | TORÁCICA | BAT-1      | 12,25 |       | 29,1  |       |       |       |       |
| B-2544j          | TORÁCICA | BAT-1      | 11,93 | 29,04 | 25,68 | 13,16 | 9,46  | 12,89 | 13,87 |
| B-2544k          | TORÁCICA | BAT-1      | 11,58 |       | 22,77 |       | 9,2   | 11,43 | 13,12 |
| B-5473           | T1       | BAT-1      | 13,26 |       | 41,04 | 17,04 | 12,75 | 12,83 | 13,57 |
| B-5474           | T2       | BAT-1      | 12,13 |       | 40,37 | 14,15 |       | 13,03 | 14,17 |
| B-5475           | T3       | BAT-1      | 11,52 |       | 38,22 |       |       | 11,58 | 12,05 |
| B-5476           | T4       | BAT-1      | 11,21 |       | 36,62 |       | 9,26  | 11,85 | 12,91 |
| B-5477           | T5       | BAT-1      | 11,14 |       | 34,31 | 9,65  |       | 11,37 | 12,41 |
| B-5478           | T6       | BAT-1      | 11,09 | 25,77 | 32,38 |       | 8,96  | 11,34 | 12,67 |
| B-5479           | T7       | BAT-1      | 11,34 | 25,05 | 35,88 | 8,16  |       | 11,33 | 12,73 |
| B-5480           | T8       | BAT-1      | 12,87 | 23,84 | 31,61 |       | 7,75  | 11,01 | 12,67 |
| B-5481           | T9       | BAT-1      | 12,21 |       |       | 8,34  |       | 11,15 | 11,92 |
| BAT-1'02-D3-50f  | TORÁCICA | BAT-1      | 12,75 |       |       | 8,84  | 7,79  | 10,08 | 13,32 |
| BAT-1'02-D3-50g  | TORÁCICA | BAT-1      | 11,4  |       |       | 9,64  | 7,69  | 9,79  | 13,04 |
| BAT-1'03-D5-102  | TORÁCICA | BAT-1      | 10,35 |       | 34,21 |       | 9,12  |       | 12,89 |
| BAT-1'03-D5-103  | TORÁCICA | BAT-1      |       |       |       |       |       |       |       |
| BAT-1'03-D5-104  | TORÁCICA | BAT-1      |       |       |       |       |       |       |       |
| BAT-1'05-F4-50   | TORÁCICA | BAT-1      | 13,8  |       |       |       | 8,88  |       | 15,82 |
| BAT-1'06-E4-120c | TORÁCICA | BAT-1      | 9,6   | 21,37 | 20,31 | 9,14  | 7,1   | 9,08  | 12,01 |
| BAT-1'06-E4-120d | TORÁCICA | BAT-1      | 10,06 | 19,95 | 25,56 | 8,1   | 6,83  | 8,84  | 11,84 |
| BAT-1'07-E3-32   | T1       | BAT-1      | 11,92 | 27,71 | 31    | 19,5  | 14,07 | 10    | 11,64 |
| BAT-3'06-295     | T1       | BAT-3      | 11,2  | 29,06 |       | 17,97 | 15,21 | 10,18 | 14,34 |
| BAT-3'08-596     | TORÁCICA | BAT-3      | 19,93 |       |       |       | 16,58 | 11,32 | 11,78 |
| BAT-3'08-598     | TORÁCICA | BAT-3      | 12,51 |       |       |       | 8,09  | 9,75  | 13,93 |
| BAT-3'11         | TORÁCICA | BAT-3      | 11,35 | 24,28 | 31,71 |       | 10,05 |       | 13,17 |
| BAT-3'11         | TORÁCICA | BAT-3      | 11,8  | 26,56 | 33,03 | 17,39 |       | 11,15 |       |
| BAT-3'11-e       | TORÁCICA | BAT-3      | 10,42 | 24,68 |       |       | 8,26  | 11,22 | 11,84 |
| BAT-3'11-f       | TORÁCICA | BAT-3      | 10,02 |       | 24,04 | 9,4   | 7,04  | 9,83  | 11,85 |
| BAT-3'11-g       | T12/T13  | BAT-3      | 14,88 |       | 21,22 |       |       | 11,07 | 11,67 |
| BAT-3'11-h       | T12/T13  | BAT-3      | 15,82 |       | 17,92 |       |       | 11,2  | 11,51 |
| BAT-10'12-D5-46  | T1       | BAT-10     | 12,14 | 28,8  |       |       | 14,74 | 11,18 | 13,82 |
| BAT-10'12-D5-47  | T2       | BAT-10     | 10,66 |       | 27,81 |       | 10,72 | 12,57 | 13,69 |
| BAT-10'12-D5-48  | T3       | BAT-10     | 10,4  | 25,85 | 21,65 | 11,35 | 9,1   | 12,92 | 12,84 |
| BAT-10'12-D5-102 | T4       | BAT-10     | 10,6  |       |       | 11,38 |       | 11,69 |       |
| BAT-10'12-D5-103 | T5       | BAT-10     | 14,06 |       |       |       |       |       |       |
| BAT-10'12-D5-104 | T6       | BAT-10     | 16,73 |       |       |       |       |       |       |
| BAT-10'12-D5-105 | T7       | BAT-10     | 10,9  |       |       |       |       |       |       |
| BAT-10'12-D5-106 | T8       | BAT-10     | 11,23 | 20,52 | 27,88 |       |       |       | 11,35 |
| BAT-10'12-D5-107 | T9       | BAT-10     | 13,04 | 19,33 | 22,85 |       |       |       |       |
| BAT-10'12-D5-108 | T10      | BAT-10     | 12,17 |       | 25,22 |       |       | 8,8   | 11    |
| BAT-10'12-D5-109 | T11      | BAT-10     | 12,74 | 18,98 | 24,11 |       |       | 11,35 | 11,05 |
| BAT-10'12-D5-110 | T12      | BAT-10     | 14,41 | 16,24 | 23,62 |       | 9,38  | 11,56 | 11,94 |
| BAT-10'12-D6-50  | T13      | BAT-10     | 15,65 |       | 23,46 |       |       | 11,35 | 11,69 |
| BAT-10'12-F4-51  | TORÁCICA | BAT-10     | 13,73 |       |       |       | 7,11  | 12,39 | 12,44 |

Tabla 6.11.7. Medidas de las vértebras torácicas de *Protictitherium crassum* de Batallones-1, 3 y 10.



| SIGLA             | VÉRTEBRA  | YACIMIENTO | L     | Ar    | Ac    | A1    | A2    |
|-------------------|-----------|------------|-------|-------|-------|-------|-------|
| B-471 c           | LUMBAR L1 | BAT-1      | 19,09 | 11    | 9,13  | 10,69 | 11,1  |
| B-471 b           | LUMBAR L2 | BAT-1      | 20,25 | 12,6  |       | 11,1  | 11,36 |
| B-582 a           | LUMBAR    | BAT-1      | 18,85 | 16,9  | 10,57 | 12,05 | 12,87 |
| B-582 b           | LUMBAR    | BAT-1      | 20,22 | 17    | 12    | 11,85 | 12,4  |
| B-582 c           | LUMBAR    | BAT-1      | 20,75 |       |       | 11,63 | 13,63 |
| B-2544 12         | LUMBAR L1 | BAT-1      | 19,65 |       | 10,72 | 11,06 | 12,65 |
| BAT-1'2002-C6-x   | LUMBAR    | BAT-1      | 16,98 | 18,08 | 16,22 | 13,82 | 13,67 |
| BAT-1'06-E4-120-1 | LUMBAR L1 | BAT-1      | 15,63 | 13,78 | 8,98  | 10,09 | 10,53 |
| BAT-1'06-E4-120-2 | LUMBAR L2 | BAT-1      | 16,6  | 13,21 |       | 10,04 | 9,67  |
| BAT-1'06-E4-120-3 | LUMBAR    | BAT-1      |       |       | 11,82 |       | 11,76 |
| BAT-1'06-E4-120-4 | LUMBAR    | BAT-1      | 20,05 | 17,48 | 10,76 | 12,08 |       |
| BAT-1'06-E4-120-5 | LUMBAR    | BAT-1      | 20,4  | 16,33 | 13,34 |       | 13    |
| BAT-3'08-890      | LUMBAR    | BAT-3      | 20,39 | 15,69 | 11,91 | 13,12 | 11,68 |
| BAT-30'11-k       | LUMBAR L1 | BAT-3      | 17,7  | 15,64 |       | 11,61 | 11,69 |
| BAT-30'11-l       | LUMBAR L2 | BAT-3      | 20    |       | 11,96 | 12,65 | 12,55 |
| BAT-10'13-D6-52   | LUMBAR L1 | BAT-10     | 17,85 |       | 11,32 | 11,19 | 11,97 |
| BAT-10'13-D5-111  | LUMBAR L2 | BAT-10     | 18,32 |       |       | 11,79 | 12,37 |
| BAT-10'13-D5-112  | LUMBAR L3 | BAT-10     | 19,14 |       |       | 11,36 | 12,94 |
| BAT-10'13-D5-113  | LUMBAR L4 | BAT-10     | 20,52 |       |       | 12,17 | 13,05 |
| BAT-10'13-D5-114  | LUMBAR L5 | BAT-10     | 20,82 |       | 12,35 | 14,02 | 13,72 |
| BAT-10'13-D5-115  | LUMBAR L6 | BAT-10     | 19,8  | 15,66 | 13,62 | 13,83 | 13,41 |
| BAT-10'13-D5-116  | LUMBAR L7 | BAT-10     | 16,3  | 21,81 | 15,23 | 13,8  | 13,19 |

Tabla 6.11.8. Medidas de las vértebras lumbares de *Protictitherium crassum* de Batallones-1, 3 y 10.

| LUMBARES             |    |       |        |        |         |                     |          |
|----------------------|----|-------|--------|--------|---------|---------------------|----------|
|                      | N  | Rango | Mínimo | Máximo | Media   | Desviación estándar | Varianza |
| L                    | 21 | 5,19  | 15,63  | 20,82  | 19,0148 | 1,59376             | 2,540    |
| Ar                   | 13 | 10,81 | 11,00  | 21,81  | 15,7831 | 2,75672             | 7,599    |
| Ac                   | 15 | 7,24  | 8,98   | 16,22  | 11,9953 | 1,99761             | 3,990    |
| A1                   | 20 | 3,98  | 10,04  | 14,02  | 11,9975 | 1,21432             | 1,475    |
| A2                   | 21 | 4,05  | 9,67   | 13,72  | 12,3433 | 1,07620             | 1,158    |
| N válido (por lista) | 8  |       |        |        |         |                     |          |

Tabla 6.11.9. Estadística descriptiva de las vértebras lumbares de *Protictitherium crassum*.

| SIGLA            | YACIMIENTO | L     | A     | A1    | A2   |
|------------------|------------|-------|-------|-------|------|
| B-2854c          | BAT-1      | 34,48 | 39,3  | 15,36 | 9,69 |
| BAT-1'02-C6-X    | BAT-1      |       | 37,68 | 15    | 9,25 |
| BAT-3'08-1092    | BAT-1      | 30,69 |       | 12    |      |
| BAT-3'12-1467    | BAT-3      | 33,88 |       | 13,89 | 8,7  |
| BAT-10'13-D5-117 | BAT-10     | 33,43 | 33,88 | 15,07 | 9,31 |

Tabla 6.11.10. Medidas del sacro de *Protictitherium crassum* de Batallones-1, 3 y 10.

| SACRO                |   |       |        |        |         |                     |          |
|----------------------|---|-------|--------|--------|---------|---------------------|----------|
|                      | N | Rango | Mínimo | Máximo | Media   | Desviación estándar | Varianza |
| L                    | 4 | 3,79  | 30,69  | 34,48  | 33,1200 | 1,67613             | 2,809    |
| A                    | 3 | 5,42  | 33,88  | 39,30  | 36,9533 | 2,78211             | 7,740    |
| A1                   | 5 | 3,36  | 12,00  | 15,36  | 14,2640 | 1,38367             | 1,915    |
| A2                   | 4 | ,99   | 8,70   | 9,69   | 9,2375  | ,40787              | ,166     |
| N válido (por lista) | 2 |       |        |        |         |                     |          |

Tabla 6.11.11. Estadística descriptiva del sacro de *Protictitherium crassum*.

| SIGLA             | VÉRTEBRA | YACIMIENTO | L     | Ar    | Ac    | A1   | A2   |
|-------------------|----------|------------|-------|-------|-------|------|------|
| B-2915            | CAUDAL   | BAT-1      | 16,93 | 4,11  | 6,16  | 5,05 | 4,16 |
| B-3521 (9)        | CAUDAL   | BAT-1      | 10,57 |       |       |      | 6,75 |
| B-3521 (8)        | CAUDAL   | BAT-1      | 12,24 |       |       | 5,57 | 6,76 |
| B-3521 (7)        | CAUDAL   | BAT-1      | 14,38 |       | 9,9   | 5,64 | 6,92 |
| B-3521 (5)        | CAUDAL   | BAT-1      | 15,62 |       | 6,68  | 5,7  | 5,99 |
| B-3521 (4)        | CAUDAL   | BAT-1      | 15,31 |       | 7,82  | 5,88 | 5,71 |
| B-3521 (6)        | CAUDAL   | BAT-1      | 15,61 |       |       | 5,71 | 5,68 |
| B-3521 (3)        | CAUDAL   | BAT-1      | 15,62 |       | 5,34  | 5,88 | 4,8  |
| B-4681            | CAUDAL   | BAT-1      | 15,83 | 5,29  | 8,18  | 4,66 | 5,79 |
| B-5257- 1         | CAUDAL   | BAT-1      | 11,18 | 10,75 | 21,87 | 7,49 | 8,08 |
| B-5257- 2         | CAUDAL   | BAT-1      | 11,01 | 10,7  | 21,59 | 6,59 | 7,95 |
| B-5257- 3         | CAUDAL   | BAT-1      | 14,18 |       |       | 6,58 | 6,7  |
| BAT-1'02-D3-50 c  | CAUDAL   | BAT-1      | 11,01 | 12,1  | 29,6  | 8,59 | 8,72 |
| BAT-1'02-D3-50 d  | CAUDAL   | BAT-1      | 11,53 | 13,25 | 31,33 | 8,93 | 9,23 |
| BAT-1'02-D3-50 e  | CAUDAL   | BAT-1      | 10,99 | 9,93  |       | 6,37 | 7,64 |
| BAT-1'02-E6-229 a | CAUDAL   | BAT-1      | 11,07 | 6,17  |       | 6,25 | 8,4  |
| BAT-1'02-E6-229 b | CAUDAL   | BAT-1      | 11,11 | 6,67  |       |      | 7,93 |
| BAT-1'02-E6-230 a | CAUDAL   | BAT-1      | 10,83 | 8,83  |       | 5,92 | 7,11 |
| BAT-1'02-E6-230 b | CAUDAL   | BAT-1      | 12,07 | 7,85  |       | 6    | 7    |
| BAT-1'02-E6-231 a | CAUDAL   | BAT-1      | 9,78  | 10,27 |       | 6,8  | 8,23 |
| BAT-1'02-E6-231 b | CAUDAL   | BAT-1      | 10,04 |       |       | 6,19 | 7,85 |
| BAT-1'02-E6-231 c | CAUDAL   | BAT-1      | 15,86 |       | 8,54  | 5,74 | 6,85 |
| BAT-1'03-D5-176   | CAUDAL   | BAT-1      | 8,68  | 10,23 | 17,42 | 6,41 | 8,16 |
| BAT-1'03-E4-79    | CAUDAL   | BAT-1      | 12,65 |       | 10,16 |      | 6,46 |
| BAT-3'08-1087     | CAUDAL   | BAT-3      | 9,36  | 10,14 | 24,43 | 7,79 | 7,65 |
| BAT-10'12-D5-119  | CAUDAL   | BAT-10     | 9,52  |       | 24,7  | 7,16 | 8,4  |
| BAT-10'12-D5-118  | CAUDAL   | BAT-10     | 9,74  | 11,11 |       | 8,3  | 8,64 |
| BAT-10'12-D5-120  | CAUDAL   | BAT-10     | 12,08 | 7,93  | 13,66 | 5,41 | 7,05 |
| BAT-10'12-D5-52   | CAUDAL   | BAT-10     | 13,78 | 7,24  | 11,72 | 5,38 | 7,26 |
| BAT-10'12-D5-51   | CAUDAL   | BAT-10     | 15,38 | 5,9   | 9,7   | 6,03 | 6,49 |
| BAT-10'12-D5-54   | CAUDAL   | BAT-10     | 14,92 |       | 9,03  |      |      |
| BAT-10'12-D5-50   | CAUDAL   | BAT-10     | 16,45 |       | 7,53  | 5,43 | 5,65 |
| BAT-10'12-D5-49   | CAUDAL   | BAT-10     | 16,63 |       | 6,9   | 4,76 | 5,15 |
| BAT-10'12-D5-55   | CAUDAL   | BAT-10     | 17,04 | 4,95  | 6,15  | 5,1  | 4,62 |
| BAT-10'12-D5-57   | CAUDAL   | BAT-10     | 16,58 | 5     | 5,6   | 4,61 | 5,07 |
| BAT-10'12-D5-56   | CAUDAL   | BAT-10     | 16,6  | 4,57  | 4,95  | 4,73 | 4,13 |
| BAT-10'12-D5-58   | CAUDAL   | BAT-10     | 16,06 | 4,22  | 4,58  | 4,34 | 3,69 |
| BAT-10'12-D5-59   | CAUDAL   | BAT-10     | 15,65 | 3,9   | 4,12  | 3,57 | 3,56 |
| BAT-10'13-D9-80   | CAUDAL   | BAT-10     | 10,51 | 9,4   |       | 5,82 | 7,23 |
| BAT-10'14-G5-63   | CAUDAL   | BAT-10     | 16,03 | 6,18  | 6,09  | 7,73 | 6,22 |

Tabla 6.11.12. Medidas de las vértebras caudales de *Protictitherium crassum* de Batallones-1, 3 y 10.

**CAUDALES**

|                         | N  | Rango | Mínimo | Máximo | Media   | Desviación<br>estándar | Varianza |
|-------------------------|----|-------|--------|--------|---------|------------------------|----------|
| L                       | 40 | 8,36  | 8,68   | 17,04  | 13,2608 | 2,67240                | 7,142    |
| Ar                      | 25 | 9,35  | 3,90   | 13,25  | 7,8676  | 2,78856                | 7,776    |
| Ac                      | 27 | 27,21 | 4,12   | 31,33  | 11,9907 | 8,12512                | 66,018   |
| A1                      | 36 | 5,36  | 3,57   | 8,93   | 6,0586  | 1,20574                | 1,454    |
| A2                      | 39 | 5,67  | 3,56   | 9,23   | 6,6585  | 1,48084                | 2,193    |
| N válido (por<br>lista) | 17 |       |        |        |         |                        |          |

Tabla 6.11.13. Estadística descriptiva de las vértebras caudales de *Protictitherium crassum*.

## 6.12. ASTRÁGALO Y CALCÁNEO

### 6.12.1. Astrágalo

*Protictitherium* posee un astrágalo muy grácil con cuello alargado y con un claro predominio de la longitud próximo-distal con respecto a la medio-lateral. Esta gracilidad le acerca a los géneros actuales *Genetta* y *Paradoxurus*, en contraposición con el astrágalo robusto de los hiénidos actuales, en los que el cuello está más reducido y el cuerpo del astrágalo ensanchado medio-lateralmente.

La tróclea del astrágalo de *Protictitherium* es estrecha, con el margen medial muy alto, en el que se marca una fuerte escotadura en su borde plantar. En estos dos caracteres es notablemente próximo a *Hyaena* y *Crocota*, bien diferente del astrágalo de *Genetta*, en el que el margen medial es bajo, y más que una escotadura, lo que existe en una suave flexión.

El margen lateral del astrágalo de *Protictitherium* está muy desarrollado distalmente, como ocurre en los hiénidos actuales, pero no en *Genetta*.

La superficie articular medial para el calcáneo está poco desarrollada distalmente en *Protictitherium*, como ocurre en *Genetta*, por lo tanto difiere de la morfología de *Crocota*, en la que esta superficie es muy extensa distalmente.

La dirección del cuello del astrágalo se dirige medialmente formando ángulo con respecto al eje medio del cuerpo del astrágalo de unos 70°, ángulo intermedio entre el de *Genetta* que se acerca a los 60° (muy divergente con respecto del cuerpo del astrágalo) y el de *Crocota* que supera los 80° (siendo casi paralelo al eje del cuerpo del astrágalo). En *Protictitherium* la articulación con el navicular es muy ancha en sentido latero-medial y muy baja en sentido dorso-plantar, muy diferente de la de *Crocota* que es muy alta en sentido dorso-plantar y más estrecha. En este carácter es más cercana a la morfología de *Hyaena*, que es menos alta que en *Crocota*, pero mucho más próxima a *Genetta*.

### 6.12.2. Calcáneo

Al igual que el astrágalo, el calcáneo de *Protictitherium* es grácil como en la actual *Hyaena*. La tuberosidad fibular está muy reducida, característica que lo distingue del calcáneo de los Viverridae (*Genetta*, *Paradoxurus*) y también del de los félidos (*Lynx*). También se acerca a los hiénidos actuales en la profundidad del *sulcus tendini* del *flexor digitorum lateralis*, que en vivérridos es más suave.

El *sustentaculum tali* está muy desarrollado y bien proyectado medialmente, como también sucede en *Hyaena* y *Crocota*, lo que se relaciona con el aumento medio-lateral de la tróclea del astrágalo. Aunque este carácter es variable en Viverridae, ya

que en *Genetta* está poco desarrollado, mientras que en *Paradoxurus* y *Civettictis* está bastante desarrollado.

Otros caracteres como la morfología de la faceta de articulación con el cuboides, o la talla y disposición de las facetas articulares para el astrágalo son similares en *Protictitherium* y en los hiénidos actuales, aunque son caracteres muy poco variables en Viverridae y Felidae. El *tuber calcanei* está comprimido latero-medialmente, como sucede en *Hyaena* y en *Crocuta*, aunque en ambos géneros es bastante más robusto. En vivérridos y félidos el *tuber calcanei* tiende a estar poco comprimido, alcanzando una forma casi circular.

El astrágalo y calcáneo de *Protictitherium* son ya muy cercanos al patrón morfológico existente en los géneros de hienas actuales (*Hyaena* y *Crocuta*), hecho bastante notable si tenemos en cuenta la fuerte diferencia en edad existente entre ellos. Por ejemplo, en las hienas actuales la reducción de la tuberosidad fibular es prácticamente total, mientras que en *Protictitherium* aún queda un resto, pero mínimo si lo comparamos con Vivérridos y félidos (*Lynx*). El fuerte desarrollo del *sustentaculum tali*, muy proyectado en sentido medial y el ensanchamiento de la tróclea del astrágalo son características que podrían calificarse de típicas de la familia Hyaenidae, y que ya están claramente presentes en *Protictitherium*. No obstante, *Protictitherium* todavía retiene características primitivas como la gracilidad del cuello del astrágalo y la morfología de la articulación con el navicular, asimismo navicular y cuboides se corresponden mejor con el patrón vivérrido que con el hiénido.

A continuación se adjuntan las tablas de todas las medidas realizadas al astrágalo y calcáneo de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones con su correspondiente tabla de las medidas descriptivas. Tablas 6.12.1, 6.12.2, 6.12.3 y 6.12.4. También, se muestra en la figura 6.12.1 las fotografías de algunos astrágalos y calcáneos de cada uno de los yacimientos de Batallones estudiados: Batallones 1, 3 y 10.

| SIGLA            | LADO | YACIMIENTO | A1      | A2    | A3    | HM      | LF    | LT    | AT   |
|------------------|------|------------|---------|-------|-------|---------|-------|-------|------|
| B/S/814          | DER  | BAT-1      | 13,24   | 11,56 | 8,94  | 16,5    | 11,39 | 9,02  | 5,83 |
| B-1858           | DER  | BAT-1      | 13,09   | 11,76 | 9,26  | 16,37   | 11,72 | 9,25  | 6,33 |
| B-2153 (2)       | DER  | BAT-1      | 15,25   | 13,73 | 10,24 | 18,61   | 13,11 | 10,15 | 8,01 |
| B-2244           | DER  | BAT-1      | 12,98   | 11,74 | 9,37  | 16,71   | 11,39 | 9,2   | 6,3  |
| B-2903           | DER  | BAT-1      | 14,15   | 13,07 | 10,94 | 18,38   | 13,22 | 9,61  |      |
| B-2968           | DER  | BAT-1      | 12,95   | 11,34 | 8,56  | 17,55   | 11,5  | 8,91  | 6,26 |
| B-3523 (2)       | DER  | BAT-1      | 15,38   | 14,05 | 10,43 | 18,6    | 13,23 | 10,17 | 8,05 |
| B-5285 (2)       | DER  | BAT-1      | 13      | 11,72 | 9,34  | 16,85   | 11,37 | 9,88  | 6,36 |
| BAT-1'02-E6-212C | DER  | BAT-1      | 13,74   | 12,31 | 9,66  | 17,58   | 11,9  | 9,27  | 6,37 |
| BAT-1'03-D3-33   | DER  | BAT-1      | 13,83   | 12,18 | 9,92  | 17,72   | 12,33 | 10,36 | 7    |
| BAT-1'06-D8-24   | DER  | BAT-1      | 14,28   | 12,29 | 10,93 | 18,52   | 12,74 | 10,25 | 6,91 |
| BAT-1'07-F4-15   | DER  | BAT-1      | 12,05 + | 10,9  | 8,97  | 17,20 + | 11,28 | 9,45  | 6,5  |
| BAT-3'08-143     | DER  | BAT-3      | 10,81   | 10,3  | 7,98  | 14,28   | 9,72  | 8,22  | 5,83 |
| BAT-3'08-155     | DER  | BAT-3      | 12,09   | 10,44 | 8,22  | 15,52   | 9,41  | 8,7   | 5,98 |
| BAT-3'08-677     | DER  | BAT-3      | 11,84   | 10,89 | 8,27  | 14,38   | 10,23 | 8,55  | 5,25 |
| BAT-3'12-688     | DER  | BAT-3      | 11,77   | 10,45 | 8,73  | 14,62   | 10,38 | 8,14  | 5,36 |
| BAT-10'13-D5-128 | DER  | BAT-10     | 13,07   | 12,42 | 9,41  | 16,45   | 11,37 | 9,31  | 6,26 |
| B-1842           | IZQ  | BAT-1      | 13,59   | 12,22 | 9,3   | 16,81   | 11,18 | 10,18 | 6,87 |
| B-2897           | IZQ  | BAT-1      |         | 11,4  | 9,14  |         |       | 8,89  | 6,02 |
| B-2967           | IZQ  | BAT-1      | 13,04   | 11,75 | 9,12  | 16,98   | 10,94 | 9,16  | 5,86 |
| B-4038           | IZQ  | BAT-1      | 14,22   | 12,95 | 10,66 | 18,48   | 11,25 | 10,22 | 6,93 |
| B-4230           | IZQ  | BAT-1      | 15,41   | 14,05 | 10    | 18,74   | 13    | 10,25 | 8,15 |
| B-5257-12b       | IZQ  | BAT-1      | 13,14   | 11,69 | 9,72  | 16,77   | 10,64 | 9,68  | 6,2  |
| BAT-1'01-C7-19   | IZQ  | BAT-1      | 12,7    | 11,5  | 9,04  | 16,29   | 10,85 | 9,54  | 6,4  |
| BAT-1'01-C7-32   | IZQ  | BAT-1      | 12,77   | 11,42 | 9,55  | 16      | 9,97  | 9,22  | 7,22 |
| BAT-1'03-D3-63   | IZQ  | BAT-1      | 13,78   | 12,75 | 9,8   | 17,44   | 11,78 | 10,29 | 6,99 |
| BAT-1'04-C4-38   | IZQ  | BAT-1      | 13,47   | 11,63 | 9,32  | 16,53   | 10,97 | 9,34  | 6,57 |
| BAT-1'07-F6-6    | IZQ  | BAT-1      | 13,58   | 12,61 | 9,1   | 18,4    | 11,79 | 10,07 | 6,35 |
| BAT-3'09-590     | IZQ  | BAT-3      | 12,17   | 10,98 | 8,4   | 15,56   | 10,15 | 8,53  | 5,78 |
| BAT-3'10-488     | IZQ  | BAT-3      | 12,02   | 10,82 | 8,88  | 14,54   | 9,42  | 8,35  | 5,23 |
| BAT-3'10-907     | IZQ  | BAT-3      | 13,17   | 12,1  | 8,86  | 15,36   | 10,75 | 8,87  | 6,04 |
| BAT-3'11-978     | IZQ  | BAT-3      | 11,97   | 10,64 | 8,46  | 14,68   | 10,1  | 8,3   | 5,99 |
| BAT-3'13 a       | IZQ  | BAT-3      | 12,13   | 10,43 | 8,54  | 15,37   | 9,98  | 8,72  | 6,19 |
| BAT-3'13 b       | IZQ  | BAT-3      | 12,5    | 11,11 | 8,89  | 15,22   | 10,63 | 8,99  |      |
| BAT-3'13 c       | IZQ  | BAT-3      | 15,13   | 11,31 | 9,53  | 15,89   | 10,19 | 9,03  | 6,34 |
| BAT-10'07-D5-25  | IZQ  | BAT-10     | 13,26   | 12,31 | 9,35  | 16,66   | 11,3  | 9,32  | 6,45 |

Tabla 6.12.1. Medidas de los astrágalos de *Protictitherium crassum* de Batallones 1, 3 y 10.

| SIGLA            | LADO | YACIMIENTO | L     | H     | LFD  | A     | LT    | AT   |
|------------------|------|------------|-------|-------|------|-------|-------|------|
| B/S-386          | DER  | BAT-1      | 28,11 | 14,14 | 7,89 | 11,98 | 10,07 | 7,42 |
| B/S-813          | DER  | BAT-1      | 27,56 | 14,15 | 8,37 | 12,66 | 9,94  | 7,65 |
| B-64             | DER  | BAT-1      | 27,7  | 15,79 | 8,62 | 12,93 | 10,65 | 7,65 |
| B-202            | DER  | BAT-1      | 29,78 | 16,08 | 8,86 | 14,06 | 10,74 | 7,82 |
| B-282            | DER  | BAT-1      | 27,2  | 13,98 | 7,87 | 12,71 | 9,86  | 6,99 |
| B-2153 (1)       | DER  | BAT-1      | 32,32 | 17,06 | 8,11 | 14,39 | 11,03 | 8,11 |
| B-2904           | DER  | BAT-1      | 30,16 | 16,19 | 9,05 | 14,7  | 11,26 | 8,3  |
| B-3523 (1)       | DER  | BAT-1      | 29,56 | 15,83 | 8,24 | 13,07 | 10,48 | 7,66 |
| B-5281           | DER  | BAT-1      | 30,19 | 16,03 | 7,94 | 13,67 | 10,59 | 7,86 |
| BAT-3'08-73      | DER  | BAT-3      |       | 15,17 | 7,03 | 11    |       |      |
| BAT-3'08-679     | DER  | BAT-3      | 25,27 | 14,74 | 6,33 | 11,45 |       | 6,19 |
| BAT-3'12-427     | DER  | BAT-3      | 26,7  | 14,51 | 6,89 | 11,28 | 9,38  | 6,87 |
| BAT-10'13-D5-129 | DER  | BAT-10     | 28,08 | 15,1  | 7,87 | 13,1  | 10,31 | 7,71 |
| B-6              | IZQ  | BAT-1      | 28,08 | 15,44 | 8,83 | 12,89 | 10,33 | 7,22 |
| B-1056           | IZQ  | BAT-1      | 28,76 | 16,77 | 8,72 |       | 10,17 | 7,4  |
| B-2898           | IZQ  | BAT-1      | 28,6  | 15,73 | 7,7  | 11,79 | 9,77  | 7    |
| B-2945           | IZQ  | BAT-1      | 27,1  | 14,77 | 7,78 | 12    | 9,83  | 7,06 |
| B-2966           | IZQ  | BAT-1      | 28,11 | 15,22 | 8,61 | 12,67 | 9,97  | 7,77 |
| B-4101           | IZQ  | BAT-1      | 32,8  | 18    | 9,81 | 14,95 | 11,11 | 8,14 |
| B-5136           | IZQ  | BAT-1      | 29,39 | 16,3  | 8,91 | 14,15 | 10,68 | 8,1  |
| BAT-5257-12      | IZQ  | BAT-1      | 29,97 | 15,85 | 8,34 | 13,45 | 10,38 | 7,94 |
| BAT-1'03-E5-214a | IZQ  | BAT-1      | 28,28 | 15,15 | 8,23 | 13,15 | 10,04 | 7,58 |
| BAT-1'04-C4-28   | IZQ  | BAT-1      | 28,08 | 14,39 | 8,56 | 13,79 | 10,1  | 7,52 |
| BAT-3'06-385     | IZQ  | BAT-3      | 25,87 | 13,75 | 7,78 | 11,11 | 8,76  | 6,75 |
| BAT-3'08-567     | IZQ  | BAT-3      | 25,49 | 15,31 | 9,06 | 12,21 | 10    | 5,7  |
| BAT-3'09-138     | IZQ  | BAT-3      | 25,55 | 13,9  | 7,58 | 11,99 | 8,98  | 6,73 |
| BAT-3'10-1039    | IZQ  | BAT-3      | 28,28 | 16,33 | 8,64 | 12,72 | 9,98  | 7,15 |
| BAT-10'07-D5-26  | IZQ  | BAT-10     | 27,86 | 15,25 | 8,69 | 13,04 | 10,45 | 7,96 |

Tabla 6.12.2. Medidas de los calcáneos de *Protictitherium crassum* de Batallones 1, 3 y 10.



**ASTRÁGALO**

|                      | N  | Rango | Mínimo | Máximo | Media   | Desviación estándar | Varianza |
|----------------------|----|-------|--------|--------|---------|---------------------|----------|
| A1                   | 35 | 4,60  | 10,81  | 15,41  | 13,1877 | 1,09107             | 1,190    |
| A2                   | 36 | 3,75  | 10,30  | 14,05  | 11,8006 | ,98198              | ,964     |
| A3                   | 36 | 2,96  | 7,98   | 10,94  | 9,3008  | ,73296              | ,537     |
| HM                   | 35 | 18,74 | 0,00   | 18,74  | 16,1246 | 3,10801             | 9,660    |
| LF                   | 35 | 3,82  | 9,41   | 13,23  | 11,1766 | 1,05715             | 1,118    |
| LT                   | 36 | 2,22  | 8,14   | 10,36  | 9,3164  | ,66137              | ,437     |
| AT                   | 34 | 2,92  | 5,23   | 8,15   | 6,4171  | ,70529              | ,497     |
| N válido (por lista) | 33 |       |        |        |         |                     |          |

Tabla 6.12.3. Estadística descriptiva de los astrágalos de *Protictitherium crassum*.

**CALCÁNEO**

|                      | N  | Rango | Mínimo | Máximo | Media   | Desviación estándar | Varianza |
|----------------------|----|-------|--------|--------|---------|---------------------|----------|
| L                    | 27 | 7,53  | 25,27  | 32,80  | 28,3278 | 1,84549             | 3,406    |
| H                    | 28 | 4,25  | 13,75  | 18,00  | 15,3904 | 1,02289             | 1,046    |
| LFD                  | 28 | 3,48  | 6,33   | 9,81   | 8,2254  | ,73436              | ,539     |
| A                    | 27 | 3,95  | 11,00  | 14,95  | 12,8485 | 1,07866             | 1,164    |
| LT                   | 26 | 2,50  | 8,76   | 11,26  | 10,1869 | ,58819              | ,346     |
| AT                   | 27 | 2,60  | 5,70   | 8,30   | 7,4167  | ,61567              | ,379     |
| N válido (por lista) | 25 |       |        |        |         |                     |          |

Tabla 6.12.4. Estadística descriptiva de los calcáneos de *Protictitherium crassum*.

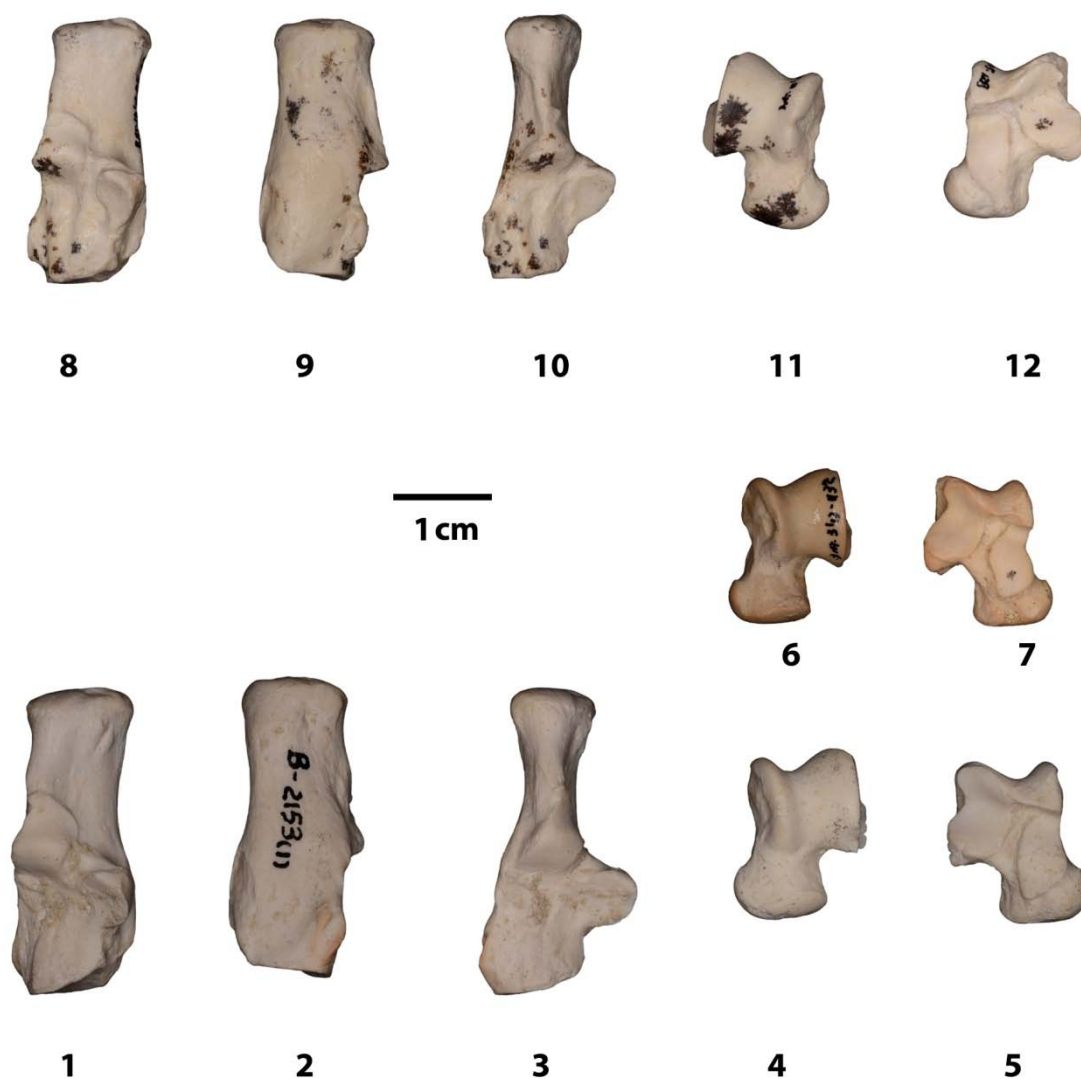


Figura 6.12.1. Astrágalos y calcáneos de los yacimientos del Cerro de los Batallones

**4-5-** Batallones-1- Vista dorsal y plantar. ASTÁGALO IZQUIERDO.

BAT-5257-12B.

**6-7-** Batallones-3. Vista dorsal y plantar. ASTÁGALO IZQUIERDO.

BAT-3'13-1132.

**11-12-** Batallones-10. Vista dorsal y plantar. ASTÁGALO DERECHO.

BAT-10'13 D5-128.

**1-3-** Batallones-1- Vista plantar, dorsal. CALCÁNEO DERECHO.

B-2153 (1).

**8-10-** Batallones-10. Vista plantar, dorsal. CALCÁNEO DERECHO.

BAT-10'13-D5-129.

### 6.13. METÁCRIPANOS, METATARSIANOS, FALANGES Y SESAMOIDEOS

Las diáfisis de los metácripanos y metatarsianos de *Protictitherium* son rectilíneos, sin presentar apenas curvatura. En cuanto a las epífisis tanto las proximales como las distales son muy similares a los hiénidos, aunque las proximales presentan ligeras variaciones. Así por ejemplo, el metatarsiano II (MT II) es muy diferente al de *Civettictis* y muy próximo al de *Crocota*. En cambio, el metatarsiano III y IV (MT III y MT-IV) es muy semejante en los tres géneros *Protictitherium*, *Civettictis* y *Crocota*. Mientras que el metatarsiano V (MT V) de *Protictitherium* es más parecido al de *Civettictis* que al de *Hyaena*.

Las falanges proximales (Falanges 1ª) presentan un cuerpo comprimido en sentido dorso-palmar, sección subelíptica y son bastante rectas.

Las falanges medias (Falanges 2ª) también son rectas y están comprimidas en sentido dorso-palmar, siendo más cortas que las falanges proximales.

Las falanges distales (Falanges 3ª) están comprimidas en sentido latero-medial. Tienen un tamaño muy parecido, siendo muy difícil asignarlas a un dedo determinado. Distalmente se desarrolla un proceso ungueal sobre el que se sitúa la uña córnea. Éste está más comprimido en sentido latero-medial que la parte proximal de la falange.

La morfología de las falanges en *Protictitherium crassum* sugieren un hábito completamente terrestre, como se deduce de su morfología recta, además están ligeramente comprimidas en sentido dorso-palmar. Sin embargo, también apuntan a un antecesor con un hábitat arbóreo, como indica la asimetría de las segundas falanges y la orientación de sus superficies articulares distales. Como Bryant (1996) demuestra la inclinación medial de la superficie articular distal en la falange segunda permite que la garra o tercera falange se extienda a modo de abanico. Este mecanismo refinado mejora la capacidad de agarre del animal, y su presencia en *Protictitherium crassum*, simultáneamente con numerosas adaptaciones terrestres, sugieren un antecesor con garras retráctiles.

A continuación se muestra en la figura 6.13.1 dos tarsos en conexión anatómica de *Protictitherium crassum* procedentes de los yacimientos de Batallones 1 y 10.



Figura 6.13.1. Tarsos de *Protictitherium crassum* de los yacimientos de Batallones 1 (B-2852-2862) y Batallones 10 (BAT-10'14-G5-68-71)

| Sigla           | Yacimiento    | Elemento | Longitud total | DT proximal | DAP proximal | DT diáfisis | DAP diáfisis | DT distal | DAP distal | DT proximal /Longitud total x100 |
|-----------------|---------------|----------|----------------|-------------|--------------|-------------|--------------|-----------|------------|----------------------------------|
| B-2544 (1) MA   | Bataillones-1 | Mc-I     | 17,01          | 4,6         | 3,77         | 2,97        | 2,52         | 4,33      | 3,93       | 27,04291593                      |
| B-2990          | Bataillones-1 | Mc-I     | 17,19          | 3,83        | 3,52         | 2,84        | 2,26         | 4,46      | 3,58       | 22,28039558                      |
| B-2991          | Bataillones-1 | Mc-I     | 15,31          | 3,88        | 3,77         | 2,65        | 2,51         | 4,06      | 3,64       | 25,34291313                      |
| B-2992          | Bataillones-1 | Mc-I     |                |             |              | 2,73        | 2,54         |           |            |                                  |
| B-1583          | Bataillones-1 | Mc-I     | 16,22          | 4,35        | 4,19         | 3,14        | 2,4          | 4,26      | 3,64       | 26,81874229                      |
| B-1746          | Bataillones-1 | Mc-I     | 15,79          | 4,73        | 3,92         | 3,13        | 2,68         | 4,34      | 3,6        | 29,95566814                      |
| B-2122          | Bataillones-1 | Mc-I     | 19,28          | 4,41        | 4,88         | 3,25        | 3,22         | 4,72      | 4,09       | 22,87344398                      |
| B-3059          | Bataillones-1 | Mc-I     | 15,82          | 3,99        | 3,75         | 3,01        | 2,26         | 4,07      | 3,67       | 25,22123894                      |
| BAT-1'01-D5-92  | Bataillones-1 | Mc-I     | 16,45          | 4,42        | 3,82         | 3,14        | 2,27         | 4,16      | 3,66       | 26,86930091                      |
| BAT-1'01-C6-142 | Bataillones-1 | Mc-I     | 16,99          | 4,18        | 3,67         | 2,93        | 2,56         | 4,15      | 3,99       | 24,60270747                      |
| B/S-325         | Bataillones-1 | Mc-I     | 16,42          | 4,03        | 4,66         | 3,51        | 2,61         | 4,33      | 3,88       | 24,54323995                      |
| BAT-3'09-1178   | Bataillones-3 | Mc-I     | 15,61          | 4,18        | 3,25         | 3,04        | 2,24         | 3,74      | 3,6        | 26,7777066                       |
| BAT-3'09-881    | Bataillones-3 | Mc-I     |                | 3,61        | 2,98         | 2,74        | 1,98         | 3,95      | 3,9        |                                  |
| BAT-3'06 s/n    | Bataillones-3 | Mc-I     | 15,95          | 3,78        | 3,93         | 2,66        | 2,03         | 4,27      | 4,11       | 23,69905956                      |

Tabla 6.13.1. Medidas de los metacarpianos I (MC I) de *Protictitherium crassum* de Bataillones 1 y 3.

| Sigla         | Yacimiento    | Elemento | Longitud total | DT proximal | DAP proximal | DT diáfisis | DAP diáfisis | DT distal | DAP distal | DT proximal /Longitud total x100 |
|---------------|---------------|----------|----------------|-------------|--------------|-------------|--------------|-----------|------------|----------------------------------|
| B-2544 (2) MA | Bataillones-1 | Mc-II    | 35,94          | 6,25        | 6,57         | 4,41        | 3,19         | 5,45      | 5,35       | 17,3900946                       |
| B-2048 (2)    | Bataillones-1 | Mc-II    | 32,77          | 4,72        | 6,24         | 3,99        | 3,24         | 5,51      | 5,17       | 14,40341776                      |
| B-1361        | Bataillones-1 | Mc-II    | 34,85          | 5,18        | 6,35         | 4,64        | 3,23         | 5,68      | 5,27       | 14,86370158                      |
| B-1744        | Bataillones-1 | Mc-II    | 33,36          | 5,55        | 6,53         | 4,33        | 3,32         | 5,61      | 5,36       | 16,63669065                      |
| B-1579        | Bataillones-1 | Mc-II    | 33,66          | 5,31        | 6,49         | 4,12        | 3,44         | 5,26      | 5,65       | 15,77540107                      |
| B-2252        | Bataillones-1 | Mc-II    | 33,54          | 5,61        | 6,15         | 4,27        | 3,74         | 5,45      | 5,73       | 16,72629696                      |
| B-5424 (2)    | Bataillones-1 | Mc-II    | 30,68          | 4,5         | 5,94         | 4,09        | 3,17         | 5,22      | 5,15       | 14,66753585                      |
| B-1317        | Bataillones-1 | Mc-II    | 38,49          | 5,04        | 6,67         | 4,55        | 3,27         | 5,7       | 5,67       | 13,09431021                      |
| B/S-323       | Bataillones-1 | Mc-II    | 30,15          | 4,7         | 6,03         | 3,56        | 2,94         | 4,36      | 4,77       | 15,58872305                      |
| B-2995        | Bataillones-1 | Mc-II    |                | 5,58        | 7            | 3,54        | 3,48         | 5,23      | 5,14       |                                  |
| B/S-2939      | Bataillones-1 | Mc-II    |                | 5,1         | 6,4          | 4,13        | 3,16         | 5,42      | 5,49       |                                  |
| BAT-3'09-3292 | Bataillones-3 | Mc-II    | 36,5           | 5,94        | 6,65         | 4,13        | 3,54         | 6,06      | 6,77       | 16,2739726                       |
| BAT-3'06-369  | Bataillones-3 | Mc-II    | 35,63          | 5,17        | 6,15         | 3,81        | 3,19         | 5,45      | 5,4        | 14,51024418                      |

Tabla 6.13.2. Medidas de los metacarpianos II (MC II) de *Protictitherium crassum* de Bataillones 1 y 3.

| Sigla           | Yacimiento    | Elemento | Longitud total | DT proximal | DAP proximal | DT diáfisis | DAP diáfisis | DT distal | DAP distal | DT proximal /Longitud total x100 |
|-----------------|---------------|----------|----------------|-------------|--------------|-------------|--------------|-----------|------------|----------------------------------|
| B-2544 (3) MA   | Batallones-1  | Mc-III   | 40,72          | 5,04        | 5,97         | 4,28        | 2,99         | 4,73      | 5,11       | 12,37721022                      |
| B-2544 (4) MA   | Batallones-1  | Mc-III   | 41,44          | 5,81        | 6,21         | 3,94        | 2,98         | 4,52      | 5,25       | 14,02027027                      |
| B/S-2938        | Batallones-1  | Mc-III   | 36,94          | 5,95        | 6,2          | 3,59        | 3,39         | 5,39      | 5,36       | 16,10720087                      |
| B-5124          | Batallones-1  | Mc-III   | 38,72          | 5,75        | 6,2          | 4,15        | 2,83         | 4,86      | 4,84       | 14,85020661                      |
| B-4042          | Batallones-1  | Mc-III   | 40,69          | 5,79        | 6,29         | 4,1         | 3,42         | 4,83      | 4,85       | 14,22954043                      |
| B-2048 (3)      | Batallones-1  | Mc-III   | 37,61          | 5,27        | 6,26         | 4,05        | 3,28         | 4,33      | 5,49       | 14,01223079                      |
| B-5421          | Batallones-1  | Mc-III   | 35,25          | 4,88        | 6,03         | 3,66        | 2,96         | 4,35      | 5,43       | 13,84397163                      |
| B-253           | Batallones-1  | Mc-III   | 38,73          | 6,02        | 6,23         | 4,06        | 2,95         | 4,68      | 6,01       | 15,54350633                      |
| BAT-1'01-D6-46  | Batallones-1  | Mc-III   | 40,16          | 5,65        | 6,02         | 4,07        | 3,04         | 4,71      | 5,26       | 14,0687251                       |
| BAT-1'04-D4-384 | Batallones-1  | Mc-III   | 39,81          | 5,97        | 7,04         | 4           | 3,85         | 5,98      | 4,83       | 14,9962321                       |
| BAT-1'04-C4-30  | Batallones-1  | Mc-III   | 41,23          | 5,46        | 6,2          | 3,97        | 2,84         | 4,64      | 5,45       | 13,24278438                      |
| B-2997          | Batallones-1  | Mc-III   |                | 5,78        | 6,8          | 3,89        | 2,9          |           |            |                                  |
| B-2949          | Batallones-1  | Mc-III   |                | 5,41        | 5,84         | 4,01        | 2,79         |           |            |                                  |
| BAT-3'05-270    | Batallones-3  | Mc-III   | 39,86          | 4,85        | 5,73         | 3,97        | 2,97         | 4,94      | 5,05       | 12,16758655                      |
| BAT-3'08-59     | Batallones-3  | Mc-III   | 37,63          | 5,08        | 6,46         | 3,69        | 3,12         | 5,37      | 4,88       | 13,49986713                      |
| BAT-3'12-1039   | Batallones-3  | Mc-III   |                | 4,92        | 6,23         | 3,3         | 2,58         |           |            |                                  |
| BAT-10'12-F4-58 | Batallones-10 | Mc-III   | 38,71          | 5,25        | 6,32         | 3,69        | 3,02         | 5,13      | 5,32       | 13,56238698                      |

Tabla 6.13.3. Medidas de los metacarpianos III (MC III) de *Protictitherium crassum* de Batallones 1, 3 y 10.

| Sigla        | Yacimiento   | Elemento | Longitud total | DT proximal | DAP proximal | DT diáfisis | DAP diáfisis | DT distal | DAP distal | DT proximal /Longitud total x100 |
|--------------|--------------|----------|----------------|-------------|--------------|-------------|--------------|-----------|------------|----------------------------------|
| B-4341       | Batallones-1 | Mc-IV    | 39,98          | 5,84        | 6,52         | 3,6         | 3,19         | 5,14      | 5,2        | 14,60730365                      |
| B-5069       | Batallones-1 | Mc-IV    | 36,69          | 5,21        | 7,04         | 2,85        | 3,12         | 4,97      | 4,99       | 14,20005451                      |
| B-962        | Batallones-1 | Mc-IV    | 39,76          | 5,68        | 6,86         | 3,59        | 3,07         | 4,68      | 5,24       | 14,28571429                      |
| B-2185       | Batallones-1 | Mc-IV    | 34,88          | 4,54        | 5,62         | 3,61        | 3,07         | 4,95      | 5,04       | 13,01605505                      |
| B-2213       | Batallones-1 | Mc-IV    | 37,35          | 4,94        | 6,31         | 3,95        | 3,11         | 4,98      | 5,55       | 13,22623829                      |
| B-2177       | Batallones-1 | Mc-IV    | 43,21          | 5,73        | 7,25         | 3,88        | 3,17         | 5,61      | 5,81       | 13,26081925                      |
| B-2048 (1)   | Batallones-1 | Mc-IV    | 37,64          | 5,08        | 6,32         | 4,02        | 2,98         | 5,15      | 5,19       | 13,49628055                      |
| B-2290       | Batallones-1 | Mc-IV    | 38,29          | 4,57        | 6,54         | 3,38        | 3,1          | 4,93      | 4,8        | 11,93523113                      |
| B/S-2937     | Batallones-1 | Mc-IV    | 36,04          | 4,96        | 5,84         | 3,72        | 2,96         | 4,55      | 5,24       | 13,76248613                      |
| B-2525 MA    | Batallones-1 | Mc-IV    |                | 4,83        | 5,98         | 4,13        | 3,23         |           |            |                                  |
| BAT-3'05-506 | Batallones-3 | Mc-IV    | 41,1           | 4,98        | 5,89         | 4,11        | 2,83         | 4,53      | 5,26       | 12,11678832                      |

Tabla 6.13.4. Medidas de los metacarpianos IV (MC IV) de *Protictitherium crassum* de Batallones 1 y 3.

| Sigla           | Yacimiento   | Elemento | Longitud total | DT proximal | DAP proximal | DT diáfisis | DAP diáfisis | DT distal | DAP distal | DT proximal / Longitud total x100 |
|-----------------|--------------|----------|----------------|-------------|--------------|-------------|--------------|-----------|------------|-----------------------------------|
| B-2544 (5) MA   | Batallones-1 | Mc-V     | 34,88          | 7,51        | 6,25         | 4,46        | 3,66         | 5,69      | 5,43       | 21,5309633                        |
| B-1124          | Batallones-1 | Mc-V     | 37,39          | 7,57        | 7,15         | 5,01        | 3,93         | 6,22      | 6,03       | 20,24605509                       |
| B-5213          | Batallones-1 | Mc-V     | 32,34          | 6,83        | 6,79         | 4,3         | 3,32         | 5,73      | 5,63       | 21,11935683                       |
| B/S-2936        | Batallones-1 | Mc-V     | 30,56          | 6,94        | 6,81         | 4,31        | 3,54         | 5         | 5,51       | 22,70942408                       |
| B-2994          | Batallones-1 | Mc-V     | 33,73          | 6,66        | 6,42         | 3,6         | 3,52         | 5,51      | 5,21       | 19,74503409                       |
| B-2993          | Batallones-1 | Mc-V     | 33,68          | 7,15        | 6,83         | 4,3         | 4,19         | 5,42      | 5,73       | 21,22921615                       |
| B-112           | Batallones-1 | Mc-V     | 32,42          | 7,13        | 6,69         | 4,16        | 3,56         | 5,95      | 5,43       | 21,99259716                       |
| B-285           | Batallones-1 | Mc-V     | 29,59          | 6,74        | 6,44         | 4,2         | 3,8          | 5,22      | 5,36       | 22,77796553                       |
| B-1815          | Batallones-1 | Mc-V     | 34,02          | 6,8         | 6,7          | 4,17        | 3,54         | 6,4       | 6,7        | 19,98824221                       |
| B-1983          | Batallones-1 | Mc-V     | 35,1           | 7,7         | 9,24         | 4,14        | 4,73         | 6,33      | 6,05       | 21,93732194                       |
| B-821           | Batallones-1 | Mc-V     |                | 6,99        | 5,77         | 4,32        | 3,53         |           |            |                                   |
| BAT-1'01-C6-112 | Batallones-1 | Mc-V     | 33,12          | 7,15        | 5,81         | 4,33        | 3,58         | 5,2       | 5,39       | 21,58816425                       |
| BAT-1'04-E6-15  | Batallones-1 | Mc-V     | 33,6           | 6,55        | 6,46         | 4,59        | 3,85         | 5,37      | 5,55       | 19,49404762                       |
| B-2049          | Batallones-1 | Mc-V     |                | 7,34        | 6,02         | 4,21        | 3,22         |           |            |                                   |
| B-2950          | Batallones-1 | Mc-V     |                | 7,29        | 5,98         | 3,83        | 3,3          |           |            |                                   |
| BAT-3'06 s/n    | Batallones-3 | Mc-V     | 34,71          | 6,87        | 5,7          | 3,88        | 3,39         | 6,16      | 5,64       | 19,79256698                       |
| BAT-3'12-300    | Batallones-3 | Mc-V     | 30,27          | 6,66        | 5,58         | 3,49        | 2,87         | 5,69      | 4,86       | 22,00198216                       |
| BAT-3'08-389    | Batallones-3 | Mc-V     | 32,41          | 6,73        | 5,77         | 4,08        | 2,94         | 5,63      | 5,34       | 20,76519593                       |
| BAT-3'10-2293   | Batallones-3 | Mc-V     | 31,31          | 6,26        | 5,63         | 3,66        | 3,26         | 6,51      | 4,95       | 19,99361226                       |
| BAT-3'10-2245   | Batallones-3 | Mc-V     |                | 5,85        | 5,27         | 3,88        | 2,72         |           |            |                                   |

Tabla 6.13.5. Medidas de los metacarpianos V (MC V) de *Protictitherium crassum* de Batallones 1 y 3.

| Sigla           | Localidad      | Elemento | Longitud total | DT proximal | DAP proximal | DT diáfisis | DAP diáfisis | DT distal | DAP distal | DT proximal /Longitud total x100 |
|-----------------|----------------|----------|----------------|-------------|--------------|-------------|--------------|-----------|------------|----------------------------------|
| B-2544 (6) MA   | Bataillones-1  | Mt-II    | 45,9           | 7,04        | 6,97         | 4,74        | 3,97         | 5,96      | 5,4        | 15,33769063                      |
| B-2076 (36)     | Bataillones-1  | Mt-II    | 40,74          | 5,82        | 6,76         | 4,9         | 3,68         | 5,46      | 5,14       | 14,28571429                      |
| B-1363          | Bataillones-1  | Mt-II    | 48,17          | 5,8         | 8,21         | 5,21        | 4,2          | 6,52      | 6,33       | 12,04068923                      |
| B-1634          | Bataillones-1  | Mt-II    | 40,82          | 5,68        | 7,4          | 4,55        | 4,1          | 5,45      | 5,28       | 13,91474767                      |
| B-455           | Bataillones-1  | Mt-II    | 44,94          | 5,73        | 6,73         | 4,62        | 3,91         | 5,86      | 6          | 12,75033378                      |
| B-2996          | Bataillones-1  | Mt-II    |                | 5,31        | 6,14         | 3,63        | 3,5          |           |            |                                  |
| B-2152 (1) MA   | Bataillones-1  | Mt-II    | 48,75          | 5,73        | 8,51         | 4,82        | 4,21         | 6,47      | 6,45       | 11,75384615                      |
| B-2954          | Bataillones-1  | Mt-II    | 43,68          | 6,17        | 6,99         | 4,75        | 3,89         | 5,62      | 5,77       | 14,12545788                      |
| B-2951          | Bataillones-1  | Mt-II    | 42,7           | 6,35        | 7,52         | 4,62        | 3,78         | 5,68      | 5,68       | 14,87119438                      |
| B-2526 (5) MA   | Bataillones-1  | Mt-II    | 43,17          | 5,71        | 7,08         | 4,84        | 3,9          | 4,98      | 5,6        | 13,22677785                      |
| B-2905          | Bataillones-1  | Mt-II    | 44,75          | 6,69        |              | 5,09        | 4,05         | 7,79      | 6,11       | 14,94972067                      |
| B-2857          | Bataillones-1  | Mt-II    | 44,8           | 7,06        |              | 5,79        | 4,31         | 5,65      | 6,11       | 15,75892857                      |
| BAT-3'12-833    | Bataillones-3  | Mt-II    | 43,28          | 4,79        | 7,33         | 4,54        | 4,02         | 6,8       | 5,63       | 11,06746765                      |
| BAT-3'12-654    | Bataillones-3  | Mt-II    | 41,68          | 4,56        | 6,72         | 4,12        | 3,4          | 4,84      | 5          | 10,94049904                      |
| BAT-3'10-39     | Bataillones-3  | Mt-II    |                | 6,11        | 6,38         | 4,62        | 3,6          |           |            |                                  |
| BAT-3'10-191    | Bataillones-3  | Mt-II    | 38,9           | 5,95        | 6,9          | 4,04        | 3,24         | 5,34      | 5,01       | 15,29562982                      |
| BAT-3'11-367    | Bataillones-3  | Mt-II    | 47,29          | 7,24        | 7,72         | 4,88        | 4,21         | 6,01      | 5,96       | 15,30979065                      |
| BAT-3'08-242    | Bataillones-3  | Mt-II    | 46,58          | 6,36        | 6,58         | 4,27        | 4,36         | 5,6       | 5,87       | 13,65392872                      |
| BAT-3'06-555    | Bataillones-3  | Mt-II    | 46,61          | 6,12        | 7,13         | 4,26        | 3,92         | 5,38      | 5,44       | 13,13022956                      |
| BAT-3'09-1208   | Bataillones-3  | Mt-II    | 40,77          | 6,08        | 6,39         | 4,32        | 3,93         | 5,06      | 5,26       | 14,91292617                      |
| BAT-10'08-G4-21 | Bataillones-10 | Mt-II    |                | 5,51        | 5,44         | 4,72        | 4,65         |           |            |                                  |
| BAT-10'10-F5-14 | Bataillones-10 | Mt-II    | 43,44          | 6,42        | 5,28         | 4,75        | 4,41         | 5,94      | 5,87       | 14,77900552                      |

Tabla 6.13.6. Medidas de los metatarsianos II (MT II) de *Protictitherium crassum* de Bataillones 1, 3 y 10.



| Sigla          | Localidad     | Elemento | Longitud total | DT proximal | DAP proximal | DT diáfisis | DAP diáfisis | DT distal | DAP distal | DT proximal /Longitud total x100 |
|----------------|---------------|----------|----------------|-------------|--------------|-------------|--------------|-----------|------------|----------------------------------|
| BAT-1'07-E5-9  | Bataillones-1 | Mt-III   | 43,91          | 6,04        | 5,5          | 4,11        | 3,27         | 4,56      | 5,52       | 13,75540879                      |
| B-2906         | Bataillones-1 | Mt-III   | 49,45          | 6,21        |              | 4,34        |              | 6,24      | 6,18       | 12,55813953                      |
| B-2856         | Bataillones-1 | Mt-III   | 50,57          | 6,75        |              | 5,12        |              | 5,8       |            | 13,34783468                      |
| B-2544 (7) MA  | Bataillones-1 | Mt-III   | 50,71          | 7,13        | 8,19         | 4,96        | 3,82         | 5,58      | 5,8        | 14,06034313                      |
| BAT-1'03-E4-27 | Bataillones-1 | Mt-III   | 44,39          | 5,49        | 8,44         | 4,44        | 3,28         | 5,25      | 5,51       | 12,36765037                      |
| B-1314         | Bataillones-1 | Mt-III   | 51,82          | 6           | 10,04        | 4,99        | 4,4          | 5,81      | 6,24       | 11,5785411                       |
| B-239          | Bataillones-1 | Mt-III   | 47,64          | 6,09        | 9,02         | 4,82        | 3,71         | 5,62      | 6,04       | 12,78337531                      |
| B-2998         | Bataillones-1 | Mt-III   | 45,89          | 5,89        | 9,01         | 5,06        | 3,95         | 6,18      | 5,91       | 12,83504031                      |
| BAT-1'03-E5-58 | Bataillones-1 | Mt-III   |                | 5,34        | 9            | 4,62        | 3,98         |           |            |                                  |
| B-2152 (2) MA  | Bataillones-1 | Mt-III   | 54,34          | 6,61        | 8,34         | 4,23        | 4,14         | 5,93      | 6,31       | 12,16415164                      |
| B-2955         | Bataillones-1 | Mt-III   | 48,23          | 5,98        | 9,87         | 4,86        | 3,73         | 5,24      | 5,59       | 12,39892183                      |
| B-2952         | Bataillones-1 | Mt-III   | 48,3           | 5,97        | 9,36         | 4,39        | 3,59         | 5,88      | 5,99       | 12,36024845                      |
| BAT-3'13-57    | Bataillones-3 | Mt-III   | 47,92          | 5,79        | 8,93         | 4,56        | 3,82         | 6,46      | 5,93       | 12,08263773                      |
| BAT-3'08-693   | Bataillones-3 | Mt-III   | 45,74          | 5,56        | 8,5          | 4,62        | 3,61         | 5,66      | 5,58       | 12,15566244                      |
| BAT-3'06-398   | Bataillones-3 | Mt-III   | 51,45          | 5,71        | 9,08         | 4,86        | 3,62         | 5,25      | 5,91       | 11,09815355                      |
| BAT-3'11-979   | Bataillones-3 | Mt-III   | 46,37          | 5,04        | 8,54         | 4,24        | 3,53         | 4,93      | 5,56       | 10,8690964                       |
| BAT-3'08-397   | Bataillones-3 | Mt-III   |                | 5,43        | 8,74         | 4,32        | 3,42         |           |            |                                  |

Tabla 6.13.7. Medidas de los metatarsianos III (MT III) de *Protictitherium crassum* de Bataillones 1 y 3.

| Sigla           | Localidad      | Elemento | Longitud total | DT proximal | DAP proximal | DT diáfisis | DAP diáfisis | DT distal | DAP distal | DT proximal /Longitud total x100 |
|-----------------|----------------|----------|----------------|-------------|--------------|-------------|--------------|-----------|------------|----------------------------------|
| B-1198          | Bataillones-1  | Mt-IV    | 43,6           | 5,11        | 7,26         | 4,01        | 3,44         | 5,1       | 5,36       | 11,72018349                      |
| B-2223 (2)      | Bataillones-1  | Mt-IV    | 46,57          | 5,15        | 7,17         | 4,17        | 3,79         | 4,66      | 5,43       | 11,05862143                      |
| BAT-1'02-D6-31  | Bataillones-1  | Mt-IV    | 49,6           | 4,47        | 7,14         | 4,08        | 3,59         | 4,77      | 5,76       | 9,012096774                      |
| B-1868          | Bataillones-1  | Mt-IV    | 47,76          | 6,07        | 8,07         | 4,52        | 3,78         | 5,1       | 5,61       | 12,70938023                      |
| B-180           | Bataillones-1  | Mt-IV    | 49,7           | 5,29        | 7,53         | 4,37        | 3,73         | 4,91      | 5,46       | 10,64386318                      |
| B-2907          | Bataillones-1  | Mt-IV    | 51,63          | 3,74        |              | 4,07        |              | 5,73      | 6,35       | 7,243850475                      |
| B-2855          | Bataillones-1  | Mt-IV    | 50,1           | 4,85        |              | 4,04        |              |           |            | 9,680638723                      |
| B-1765          | Bataillones-1  | Mt-IV    | 51,77          | 5,81        | 7,4          | 4,23        | 3,81         | 4,84      | 5,31       | 11,22271586                      |
| B-644           | Bataillones-1  | Mt-IV    | 49,1           | 5,41        | 6,5          | 4,57        | 3,7          | 5,21      | 5,82       | 11,01832994                      |
| B-3078          | Bataillones-1  | Mt-IV    | 47,73          | 4,83        | 6,94         | 4,1         | 3,87         | 4,47      | 5,3        | 10,11942175                      |
| BAT-1'07-E3-80  | Bataillones-1  | Mt-IV    | 44,59          | 5,04        | 6,27         | 3,49        | 3,3          | 4,25      | 5,12       | 11,30298273                      |
| BAT-1'02-D4-182 | Bataillones-1  | Mt-IV    | 52,53          | 5,76        | 7,06         | 3,98        | 3,4          | 5,29      | 5,57       | 10,96516276                      |
| B-2152 (3) MA   | Bataillones-1  | Mt-IV    | 53,23          | 6,28        | 9,68         | 5,31        | 3,69         | 5,98      | 7,05       | 11,79785835                      |
| B-2956          | Bataillones-1  | Mt-IV    | 49,72          | 6,07        | 8,36         | 4,2         | 3,81         | 4,94      | 5,81       | 12,20836685                      |
| B-2953          | Bataillones-1  | Mt-IV    | 48,93          | 6,19        | 8,56         | 4,43        | 3,83         | 5,21      | 5,69       | 12,65072553                      |
| BAT-3'11-479    | Bataillones-3  | Mt-IV    | 53,43          | 6,02        | 8,03         | 4,48        | 4,41         | 5,19      | 5,67       | 11,26707842                      |
| BAT-3'11-61     | Bataillones-3  | Mt-IV    |                | 4,73        | 5,6          | 3,16        | 3,86         |           |            |                                  |
| BAT-3'12-245    | Bataillones-3  | Mt-IV    | 47,11          | 5,71        | 6,74         | 3,87        | 3,83         | 4,24      | 5,23       | 12,12056888                      |
| BAT-3'08-512    | Bataillones-3  | Mt-IV    |                | 4,39        | 7,71         | 3,98        | 3,18         |           |            |                                  |
| BAT-10'12-D4-1  | Bataillones-10 | Mt-IV    | 50,5           | 5,44        | 7,51         | 4,13        | 4,04         | 5,16      | 5,73       | 10,77227723                      |

Tabla 6.13.8. Medidas de los metatarsianos IV (MT IV) de *Protictitherium crassum* de Bataillones 1, 3 y 10.

| Sigla           | Localidad     | Elemento | Longitud total | DT proximal | DAP proximal | DT diáfisis | DAP diáfisis | DT distal | DAP distal | DT proximal /Longitud total x100 |
|-----------------|---------------|----------|----------------|-------------|--------------|-------------|--------------|-----------|------------|----------------------------------|
| B-2544 (8) MA   | Bataillones-1 | Mt-V     |                | 7,11        | 7,3          | 4,07        | 3,29         |           |            |                                  |
| B-1924          | Bataillones-1 | Mt-V     | 45,73          | 6,71        | 5,81         | 3,88        | 4,5          | 5,81      | 5,63       | 14,67308113                      |
| B-1692          | Bataillones-1 | Mt-V     | 43,13          | 7,09        | 5,23         | 3,77        | 4,33         | 5,23      | 5,4        | 16,43867378                      |
| B-354           | Bataillones-1 | Mt-V     | 45,65          | 8,34        | 5,87         | 4,14        | 4,23         | 5,61      | 5,64       | 18,2694414                       |
| B-730           | Bataillones-1 | Mt-V     | 48,85          | 6,65        | 6,83         | 3,06        | 4,09         | 5,01      | 4,88       | 13,61310133                      |
| B-1037          | Bataillones-1 | Mt-V     | 50,42          | 8,38        | 6,1          | 3,98        | 3,76         | 5,84      | 6,1        | 16,62038873                      |
| B-3274          | Bataillones-1 | Mt-V     | 50,31          | 8,37        | 6,31         | 3,59        | 4,06         | 5,82      | 6,11       | 16,63685152                      |
| B-4998          | Bataillones-1 | Mt-V     | 44,23          | 7,04        | 5,8          | 4,03        | 3,52         | 4,94      | 5,52       | 15,91679855                      |
| B-2908          | Bataillones-1 | Mt-V     | 46,57          | 5,29        |              | 4,64        | 4,09         | 5,55      | 5,58       | 11,35924415                      |
| B-2854          | Bataillones-1 | Mt-V     | 46,58          | 5,11        |              | 4,11        | 4,09         | 5,92      | 5,67       | 10,97037355                      |
| BAT-1'02-D5-110 | Bataillones-1 | Mt-V     | 43,93          | 7,3         | 4,72         | 3,47        | 3,68         | 5,28      | 5,02       | 16,61734578                      |
| B-2152 (4) MA   | Bataillones-1 | Mt-V     | 50,28          | 7,48        | 6,39         | 4,3         | 3,98         | 5,52      | 6,28       | 14,87669053                      |
| BAT-3'08-511    | Bataillones-3 | Mt-V     |                | 4,96        | 5,56         | 3,77        | 3,01         |           |            |                                  |
| BAT-3'09-1413   | Bataillones-3 | Mt-V     |                | 5,51        | 6,74         | 3,76        | 3,54         |           |            |                                  |
| BAT-3'09-697    | Bataillones-3 | Mt-V     | 41,68          | 5,38        | 4,41         | 3,41        | 3,36         | 4,87      | 5,18       | 12,90786948                      |
| BAT-3'08-404    | Bataillones-3 | Mt-V     | 41,47          | 5,66        | 4,07         | 3,47        | 3,13         | 4,64      | 4,67       | 13,64842054                      |
| BAT-3'06-536    | Bataillones-3 | Mt-V     |                | 4,88        | 5,14         | 4,09        | 3,97         | 5,05      | 5,43       |                                  |
| BAT-3'08-438    | Bataillones-3 | Mt-V     |                | 4,77        | 7,49         | 3,45        | 3,49         |           |            |                                  |

Tabla 6.13.9. Medidas de los metatarsianos V (MT V) de *Protictitherium crassum* de Bataillones-1 y 3.

| Sigla          | Yacimiento   | Elemento   | Longitud total | DT proximal | DAP proximal | DT diáfisis | DAP diáfisis | DT distal | DAP distal | DT proximal /Longitud total x100 |
|----------------|--------------|------------|----------------|-------------|--------------|-------------|--------------|-----------|------------|----------------------------------|
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 1ª falange | 9,86           | 4,71        | 3,65         | 3,16        | 2,64         | 4,01      | 3          | 47,76876268                      |
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 1ª falange | 15,4           | 5,57        | 4,94         | 3,38        | 3,66         | 4,33      | 4,1        | 36,16883117                      |
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 1ª falange | 15,53          | 5,5         | 4,6          | 3,53        | 3,36         | 4,41      | 3,63       | 35,41532518                      |
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 1ª falange | 15,48          | 5,18        | 4,68         | 3,15        | 3,04         | 3,92      | 3,57       | 33,4625323                       |
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 1ª falange | 14,18          | 5,89        | 4,82         | 3,17        | 3,83         | 3,58      | 3,37       | 41,53737659                      |
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 1ª falange | 15,2           | 5,57        | 4,48         | 3,17        | 3,65         | 4,53      | 3,52       | 36,64473684                      |
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 1ª falange | 14,14          | 5,6         | 4,29         | 3,69        | 3,62         | 4,26      | 3,67       | 39,6039604                       |
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 1ª falange | 15,75          | 5,37        | 5,01         | 3,36        | 3,85         | 4,84      | 3,81       | 34,0952381                       |
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 1ª falange | 15,93          | 5,28        | 4,88         | 3,22        | 3,03         | 3,93      | 3,42       | 33,14500942                      |
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 1ª falange | 14,89          | 5,48        | 4,48         | 3,38        | 3,72         |           |            | 36,80322364                      |
| B-2525 (31) MA | Batallones-1 | 1ª falange | 19,45          | 6,27        | 5,76         | 4,03        | 4,05         | 5,03      | 3,96       | 32,23650386                      |
| B-2525 (32) MA | Batallones-1 | 1ª falange | 16,83          | 5,95        | 5,25         | 3,84        | 3,92         | 4,91      | 3,56       | 35,35353535                      |
| B-2525 (33) MA | Batallones-1 | 1ª falange | 16,91          | 5,42        | 4,53         | 3,74        | 3,59         | 4,56      | 3,38       | 32,05204021                      |
| B-2152 (5) MA  | Batallones-1 | 1ª falange | 17,02          | 6,39        | 5,36         | 3,58        | 4,2          | 4,76      | 3,65       | 37,5440658                       |
| B-2152 (6) MA  | Batallones-1 | 1ª falange | 17             | 6,5         | 5,83         | 4,19        | 3,9          | 5,14      | 4,05       | 38,23529412                      |
| BAT-3'08-438a  | Batallones-3 | 1ª falange |                |             |              | 4,61        | 4,08         | 5,73      | 5,93       |                                  |

| Sigla          | Yacimiento   | Elemento   | Longitud total | DT proximal | DAP proximal | DT diáfisis | DAP diáfisis | DT distal | DAP distal | DT proximal /Longitud total x100 |
|----------------|--------------|------------|----------------|-------------|--------------|-------------|--------------|-----------|------------|----------------------------------|
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 2ª falange | 10,62          | 4,39        | 3,63         | 3,15        | 2,2          | 4,69      | 3,01       | 41,33709981                      |
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 2ª falange | 10,22          | 4,47        | 4,19         | 3,35        | 2,33         | 4,58      | 3,32       | 43,73776908                      |
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 2ª falange | 12,67          | 4,62        | 3,87         | 3,33        | 2,79         | 4,62      | 3,3        | 36,4640884                       |
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 2ª falange | 10,44          | 4,45        | 3,92         | 3,21        | 2,41         | 4,57      | 3,45       | 42,62452107                      |
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 2ª falange | 10,45          | 4,43        | 4,12         | 3,3         | 2,27         | 4,61      | 3,29       | 42,3923445                       |
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 2ª falange | 8,8            | 5,08        | 4,73         | 4,48        | 2,41         | 4,93      | 3,43       | 57,72727273                      |
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 2ª falange | 7,89           | 4,82        | 4,26         | 4,05        | 2,57         | 4,63      | 3,54       | 61,08998733                      |
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 2ª falange | 8,7            | 5,12        | 4,99         | 4,24        | 2,71         | 4,97      | 3,69       | 58,85057471                      |
| B-2525 (34) MA | Batallones-1 | 2ª falange | 14,3           | 5,3         | 4,55         | 3,29        | 3,04         | 4,68      | 3,74       | 37,06293706                      |
| B-2152 (7) MA  | Batallones-1 | 2ª falange | 11,17          | 5,65        | 4,43         | 4,46        | 2,47         | 4,5       | 3,81       | 50,58191585                      |
| B-2526 (9) MA  | Batallones-1 | 2ª falange | 13,16          | 5,26        | 4,35         | 3,51        | 3,81         | 4,81      | 3,61       | 39,96960486                      |
| B-2526 (14) MA | Batallones-1 | 2ª falange | 10,97          | 4,13        | 3,84         | 2,52        | 2,61         | 4,11      | 2,95       | 37,64813127                      |
| B-2526 (15) MA | Batallones-1 | 2ª falange | 10,34          | 4,01        | 3,85         | 2,8         | 1,87         | 4,25      | 3,11       | 38,78143133                      |

| Sigla          | Yacimiento   | Elemento   | Longitud total | DT proximal | DAP proximal | DT diáfisis | DAP diáfisis |
|----------------|--------------|------------|----------------|-------------|--------------|-------------|--------------|
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 3ª falange | 9,62           | 3,96        | 6,99         | 2,25        | 3,7          |
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 3ª falange | 10,7           | 4,04        | 6,88         | 2,31        | 3,39         |
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 3ª falange | 10,38          | 3,78        | 6,15         | 2,25        | 3,56         |
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 3ª falange | 9,71           | 4,62        | 6,98         | 2,59        | 3,46         |
| B-2544 MA      | Batallones-1 | 3ª falange |                | 4,01        | 6,8          |             |              |
| B-2152 MA      | Batallones-1 | 3ª falange | 11,16          | 4,51        | 7,12         | 2,03        | 3,89         |
| B-2526 (18) MA | Batallones-1 | 3ª falange | 8,77           | 3,85        | 5,49         | 2,21        | 3,05         |

Tabla 6.13.10. Medidas de las falanges proximales, medias y distales (1ª, 2ª y 3ª) de *Protictitherium crassum* de Batallones 1 y 3.

| Sigla          | Localidad    | Elemento            | DT   | DAP  | Altura |
|----------------|--------------|---------------------|------|------|--------|
| B-2152 MA      | Batallones-1 | sesamoideo proximal | 2,66 | 2,84 | 5,77   |
| B-2152 MA      | Batallones-1 | sesamoideo proximal | 2,73 | 3,29 | 6,35   |
| B-2152 MA      | Batallones-1 | sesamoideo proximal | 2,71 | 3,49 | 7,68   |
| B-2152 MA      | Batallones-1 | sesamoideo proximal | 2,42 | 3,22 | 7,17   |
| B-2152 MA      | Batallones-1 | sesamoideo proximal | 2,48 | 3,54 | 6,58   |
| B-2156 (19) MA | Batallones-1 | sesamoideo proximal | 0,9  | 2,29 | 5,15   |
| B-2156 (20) MA | Batallones-1 | sesamoideo proximal | 0,92 | 2,34 | 5,4    |

Tabla 6.13.11. Medidas de los sesamoideos de *Protictitherium crassum* de Batallones 1.

| MC I                             |    |            |             |             |             |                     |             |
|----------------------------------|----|------------|-------------|-------------|-------------|---------------------|-------------|
|                                  | N  | Rango      | Mínimo      | Máximo      | Media       | Desviación estándar | Varianza    |
| Longitud total                   | 12 | 3,97       | 15,31       | 19,28       | 16,5033     | 1,05611             | 1,115       |
| DT proximal                      | 13 | 1,12       | 3,61        | 4,73        | 4,1531      | ,33725              | ,114        |
| DAP proximal                     | 13 | 1,90       | 2,98        | 4,88        | 3,8546      | ,51035              | ,260        |
| DT diáfisis                      | 14 | ,86        | 2,65        | 3,51        | 2,9814      | ,24582              | ,060        |
| DAP diáfisis                     | 14 | 1,24       | 1,98        | 3,22        | 2,4343      | ,30948              | ,096        |
| DT distal                        | 13 | ,98        | 3,74        | 4,72        | 4,2185      | ,24327              | ,059        |
| DAP distal                       | 13 | ,53        | 3,58        | 4,11        | 3,7915      | ,19680              | ,039        |
| DT proximal /Longitud total x100 | 12 | 7,67527256 | 22,28039558 | 29,95566814 | 25,50227771 | 2,127974914         | 4,528277233 |

Tabla 6.13.12. Estadística descriptiva de los MC I de *Protictitherium crassum*.

| MC II        |    |            |             |            |             |                     |             |
|--------------|----|------------|-------------|------------|-------------|---------------------|-------------|
|              | N  | Rango      | Mínimo      | Máximo     | Media       | Desviación estándar | Varianza    |
| long         | 11 | 8,34       | 30,15       | 38,49      | 34,1427     | 2,47838             | 6,142       |
| dtprox       | 13 | 1,75       | 4,50        | 6,25       | 5,2808      | ,50164              | ,252        |
| dapprox      | 13 | 1,06       | 5,94        | 7,00       | 6,3977      | ,29592              | ,088        |
| dt diaf      | 13 | 1,10       | 3,54        | 4,64       | 4,1208      | ,33790              | ,114        |
| dap diaf     | 13 | ,80        | 2,94        | 3,74       | 3,3008      | ,20480              | ,042        |
| dt dist      | 13 | 1,70       | 4,36        | 6,06       | 5,4154      | ,39025              | ,152        |
| dap dist     | 13 | 2,00       | 4,77        | 6,77       | 5,4554      | ,47349              | ,224        |
| indicerobust | 11 | 4,29578439 | 13,09431021 | 17,3900946 | 15,44821714 | 1,268420564         | 1,608890726 |

Tabla 6.13.13. Estadística descriptiva de los MC II de *Protictitherium crassum*.

| MC III       |    |            |             |             |             |                     |             |
|--------------|----|------------|-------------|-------------|-------------|---------------------|-------------|
|              | N  | Rango      | Mínimo      | Máximo      | Media       | Desviación estándar | Varianza    |
| long         | 14 | 6,19       | 35,25       | 41,44       | 39,1071     | 1,79040             | 3,206       |
| dtprox       | 17 | 1,17       | 4,85        | 6,02        | 5,4635      | ,40859              | ,167        |
| dapprox      | 17 | 1,31       | 5,73        | 7,04        | 6,2371      | ,31648              | ,100        |
| dt diaf      | 17 | ,98        | 3,30        | 4,28        | 3,9071      | ,24476              | ,060        |
| dap diaf     | 17 | 1,27       | 2,58        | 3,85        | 3,0535      | ,29449              | ,087        |
| dt dist      | 14 | 1,65       | 4,33        | 5,98        | 4,8900      | ,45062              | ,203        |
| dap dist     | 14 | 1,18       | 4,83        | 6,01        | 5,2236      | ,33003              | ,109        |
| indicerobust | 14 | 3,93961432 | 12,16758655 | 16,10720087 | 14,03726567 | 1,095694767         | 1,200547022 |

Tabla 6.13.14. Estadística descriptiva de los MC III de *Protictitherium crassum*

**MC IV**

|              | N  | Rango      | Mínimo      | Máximo      | Media       | Desviación estándar | Varianza    |
|--------------|----|------------|-------------|-------------|-------------|---------------------|-------------|
| long         | 10 | 8,33       | 34,88       | 43,21       | 38,4940     | 2,52235             | 6,362       |
| dtprox       | 11 | 1,30       | 4,54        | 5,84        | 5,1236      | ,44880              | ,201        |
| dapprox      | 11 | 1,63       | 5,62        | 7,25        | 6,3791      | ,52401              | ,275        |
| dt diaf      | 11 | 1,28       | 2,85        | 4,13        | 3,7127      | ,37470              | ,140        |
| dap diaf     | 11 | ,40        | 2,83        | 3,23        | 3,0755      | ,11510              | ,013        |
| dt dist      | 10 | 1,08       | 4,53        | 5,61        | 4,9490      | ,32019              | ,103        |
| dap dist     | 10 | 1,01       | 4,80        | 5,81        | 5,2320      | ,28303              | ,080        |
| indicerobust | 10 | 2,67207252 | 11,93523113 | 14,60730365 | 13,39069712 | 0,882617195         | 0,779013114 |

Tabla 6.13.15. Estadística descriptiva de los MC IV de *Protictitherium crassum*

**MC V**

|              | N  | Rango      | Mínimo      | Máximo      | Media      | Desviación estándar | Varianza    |
|--------------|----|------------|-------------|-------------|------------|---------------------|-------------|
| long         | 16 | 7,80       | 29,59       | 37,39       | 33,0706    | 2,02454             | 4,099       |
| dtprox       | 20 | 1,85       | 5,85        | 7,70        | 6,9360     | ,44654              | ,199        |
| dapprox      | 20 | 3,97       | 5,27        | 9,24        | 6,3655     | ,85244              | ,727        |
| dt diaf      | 20 | 1,52       | 3,49        | 5,01        | 4,1460     | ,35533              | ,126        |
| dap diaf     | 20 | 2,01       | 2,72        | 4,73        | 3,5225     | ,45629              | ,208        |
| dt dist      | 16 | 1,51       | 5,00        | 6,51        | 5,7519     | ,46506              | ,216        |
| dap dist     | 16 | 1,84       | 4,86        | 6,70        | 5,5506     | ,44255              | ,196        |
| indicerobust | 16 | 3,28391791 | 19,49404762 | 22,77796553 | 21,0569841 | 1,081805118         | 1,170302313 |

Tabla 6.13.16. Estadística descriptiva de los MC V de *Protictitherium crassum*

**MT II**

|              | N  | Rango      | Mínimo      | Máximo      | Media      | Desviación estándar | Varianza    |
|--------------|----|------------|-------------|-------------|------------|---------------------|-------------|
| long         | 19 | 9,85       | 38,90       | 48,75       | 44,0511    | 2,74640             | 7,543       |
| dtprox       | 22 | 2,68       | 4,56        | 7,24        | 6,0105     | ,66790              | ,446        |
| dapprox      | 20 | 3,23       | 5,28        | 8,51        | 6,9090     | ,79286              | ,629        |
| dt diaf      | 22 | 2,16       | 3,63        | 5,79        | 4,6400     | ,44409              | ,197        |
| dap diaf     | 22 | 1,41       | 3,24        | 4,65        | 3,9655     | ,34309              | ,118        |
| dt dist      | 19 | 2,95       | 4,84        | 7,79        | 5,8111     | ,70297              | ,494        |
| dap dist     | 19 | 1,45       | 5,00        | 6,45        | 5,6795     | ,43015              | ,185        |
| indicerobust | 19 | 4,81842953 | 10,94049904 | 15,75892857 | 13,7949778 | 1,501201024         | 2,253604516 |

Tabla 6.13.17. Estadística descriptiva de los MT II de *Protictitherium crassum*

| MT III       |    |            |            |             |             |                     |             |
|--------------|----|------------|------------|-------------|-------------|---------------------|-------------|
|              | N  | Rango      | Mínimo     | Máximo      | Media       | Desviación estándar | Varianza    |
| long         | 15 | 10,43      | 43,91      | 54,34       | 48,4487     | 2,95173             | 8,713       |
| dtprox       | 17 | 2,09       | 5,04       | 7,13        | 5,9429      | ,52958              | ,280        |
| dapprox      | 15 | 4,54       | 5,50       | 10,04       | 8,7040      | 1,02992             | 1,061       |
| dt diaf      | 17 | 1,01       | 4,11       | 5,12        | 4,6200      | ,32261              | ,104        |
| dap diaf     | 15 | 1,13       | 3,27       | 4,40        | 3,7247      | ,30942              | ,096        |
| dt dist      | 15 | 1,90       | 4,56       | 6,46        | 5,6260      | ,51105              | ,261        |
| dap dist     | 14 | ,80        | 5,51       | 6,31        | 5,8621      | ,27616              | ,076        |
| indicerobust | 15 | 3,19124673 | 10,8690964 | 14,06034313 | 12,42768035 | 0,877250223         | 0,769567953 |

Tabla 6.13.18. Estadística descriptiva de los MT III de *Protictitherium crassum*

| MT IV        |    |             |             |             |             |                     |             |
|--------------|----|-------------|-------------|-------------|-------------|---------------------|-------------|
|              | N  | Rango       | Mínimo      | Máximo      | Media       | Desviación estándar | Varianza    |
| long         | 18 | 9,83        | 43,60       | 53,43       | 49,3111     | 2,75366             | 7,583       |
| dtprox       | 20 | 2,54        | 3,74        | 6,28        | 5,3180      | ,68621              | ,471        |
| dapprox      | 18 | 4,08        | 5,60        | 9,68        | 7,4183      | ,92864              | ,862        |
| dt diaf      | 20 | 2,15        | 3,16        | 5,31        | 4,1595      | ,42919              | ,184        |
| dap diaf     | 18 | 1,23        | 3,18        | 4,41        | 3,7256      | ,28034              | ,079        |
| dt dist      | 17 | 1,74        | 4,24        | 5,98        | 5,0029      | ,45921              | ,211        |
| dap dist     | 17 | 1,93        | 5,12        | 7,05        | 5,6629      | ,46058              | ,212        |
| indicerobust | 18 | 5,465529755 | 7,243850475 | 12,70938023 | 10,97300681 | 1,338958926         | 1,792811007 |

Tabla 6.13.19. Estadística descriptiva de los MT IV de *Protictitherium crassum*

| MT V         |    |            |        |            |             |                     |             |
|--------------|----|------------|--------|------------|-------------|---------------------|-------------|
|              | N  | Rango      | Mínimo | Máximo     | Media       | Desviación estándar | Varianza    |
| long         | 13 | 8,95       | 41,47  | 50,42      | 46,0638     | 3,16485             | 10,016      |
| dtprox       | 18 | 3,61       | 4,77   | 8,38       | 6,4461      | 1,26883             | 1,610       |
| dapprox      | 16 | 3,42       | 4,07   | 7,49       | 5,8606      | ,98673              | ,974        |
| dt diaf      | 18 | 1,58       | 3,06   | 4,64       | 3,8328      | ,38227              | ,146        |
| dap diaf     | 18 | 1,49       | 3,01   | 4,50       | 3,7844      | ,42823              | ,183        |
| dt dist      | 14 | 1,28       | 4,64   | 5,92       | 5,3636      | ,41685              | ,174        |
| dap dist     | 14 | 1,61       | 4,67   | 6,28       | 5,5079      | ,46681              | ,218        |
| indicerobust | 14 | 18,2694414 | 0      | 18,2694414 | 13,75344861 | 4,493655118         | 20,19293632 |

Tabla 6.13.20. Estadística descriptiva de los MT V de *Protictitherium crassum*



**1a falange**

|              | N  | Rango       | Mínimo      | Máximo      | Media       | Desviación estándar | Varianza    |
|--------------|----|-------------|-------------|-------------|-------------|---------------------|-------------|
| long         | 15 | 9,59        | 9,86        | 19,45       | 15,5713     | 2,06961             | 4,283       |
| dtprox       | 15 | 1,79        | 4,71        | 6,50        | 5,6453      | ,48116              | ,232        |
| dapprox      | 15 | 2,18        | 3,65        | 5,83        | 4,8373      | ,56460              | ,319        |
| dt diaf      | 16 | 1,46        | 3,15        | 4,61        | 3,5750      | ,42414              | ,180        |
| dap diaf     | 16 | 1,56        | 2,64        | 4,20        | 3,6338      | ,42592              | ,181        |
| dt dist      | 15 | 2,15        | 3,58        | 5,73        | 4,5293      | ,55989              | ,313        |
| dap dist     | 15 | 2,93        | 3,00        | 5,93        | 3,7747      | ,66054              | ,436        |
| indicerobust | 15 | 15,71672247 | 32,05204021 | 47,76876268 | 36,67109571 | 4,076038188         | 16,61408731 |

Tabla 6.13.21. Estadística descriptiva de la 1ª falange de *Protictitherium crassum*

**2a falange**

|              | N  | Rango       | Mínimo     | Máximo      | Media       | Desviación estándar | Varianza    |
|--------------|----|-------------|------------|-------------|-------------|---------------------|-------------|
| long         | 13 | 6,41        | 7,89       | 14,30       | 10,7485     | 1,80643             | 3,263       |
| dtprox       | 13 | 1,64        | 4,01       | 5,65        | 4,7485      | ,49771              | ,248        |
| dapprox      | 13 | 1,36        | 3,63       | 4,99        | 4,2100      | ,39539              | ,156        |
| dt diaf      | 13 | 1,96        | 2,52       | 4,48        | 3,5146      | ,61386              | ,377        |
| dap diaf     | 13 | 1,94        | 1,87       | 3,81        | 2,5762      | ,47111              | ,222        |
| dt dist      | 13 | ,86         | 4,11       | 4,97        | 4,6115      | ,23769              | ,056        |
| dap dist     | 13 | ,86         | 2,95       | 3,81        | 3,4038      | ,27415              | ,075        |
| indicerobust | 13 | 24,62589893 | 36,4640884 | 61,08998733 | 45,25135985 | 8,776782996         | 77,03191976 |

Tabla 6.13.22. Estadística descriptiva de la 2ª falange de *Protictitherium crassum*

**3a falange**

|          | N | Rango | Mínimo | Máximo | Media       | Desviación estándar | Varianza    |
|----------|---|-------|--------|--------|-------------|---------------------|-------------|
| long     | 6 | 2,39  | 8,77   | 11,16  | 10,0567     | ,86048              | ,740        |
| dtprox   | 7 | ,84   | 3,78   | 4,62   | 4,1100      | ,32506              | ,106        |
| dapprox  | 7 | 1,63  | 5,49   | 7,12   | 6,6300      | ,59352              | ,352        |
| dt diaf  | 6 | ,56   | 2,03   | 2,59   | 2,2733      | ,18217              | ,033        |
| dap diaf | 6 | 0,84  | 3,05   | 3,89   | 3,508333333 | 0,286873956         | 0,082296667 |

Tabla 6.13.23. Estadística descriptiva de la 3ª falange de *Protictitherium crassum*

**Sesamoideo proximal**

|         | N | Rango | Mínimo | Máximo | Media  | Desviación estándar | Varianza    |
|---------|---|-------|--------|--------|--------|---------------------|-------------|
| long    | 7 | 1,83  | ,90    | 2,73   | 2,1171 | ,83264              | ,693        |
| dtprox  | 7 | 1,25  | 2,29   | 3,54   | 3,0014 | ,52113              | ,272        |
| dapprox | 7 | 2,53  | 5,15   | 7,68   | 6,3    | 0,926966378         | 0,859266667 |

Tabla 6.13.24. Estadística descriptiva de la 3ª falange de *Protictitherium crassum*

## 6.14. DISCUSIÓN: ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Con el fin de determinar la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre las variables métricas del esqueleto de *Protictitherium crassum* de las diversas muestras de cada uno de los yacimientos del Cerro de los Batallones, se han contrastado las medias de las diversas variables mediante test de Student, haciéndose previamente un test de Levene para comprobar la homogeneidad de varianzas entre las muestras a comparar. Los análisis estadísticos se han realizado con el programa SPSS versión 11.15.1 (SPSS, 2002).

Debido a la escasez de restos de los yacimientos de Batallones 3 y especialmente del yacimiento de Batallones 10, sólo se han podido comparar un número reducido de variables métricas de determinados elementos esqueléticos de los que existían datos suficientes (al menos de 5 ejemplares) en las muestras a comparar. En concreto, se han podido comparar las muestras fósiles de algunos elementos esqueléticos del yacimiento de Batallones-1 con las de Batallones-3. No se ha podido incluir Batallones-10 debido a la escasez de material.

Se han analizado las mandíbulas, el primer molar inferior (m1), el radio de la extremidad anterior y el fémur, tibia, fibula, astrágalo y calcáneo de la extremidad posterior.

A continuación se discuten los resultados obtenidos para cada uno de los elementos esqueléticos estudiados. Las tablas con dichos resultados se detallan en el APÉNDICE.

- **Mandíbula.** Para la mayoría de las variables métricas obtenidas en la mandíbula como son: la longitud máxima mandibular desde la parte caudal del proceso angular hasta el extremo más rostral (L), la longitud del cuerpo mandibular desde el proceso condilar hasta el extremo más rostral (Lc), la longitud mandibular desde el espacio interdental entre el p4 y el m1 hasta el borde mesial del canino (Lp4-m1), la altura desde la parte ventral del proceso angular hasta la parte dorsal del proceso condilar (H2), la altura desde la parte ventral del proceso angular hasta la parte dorsal del proceso coronoide (H3) y la altura del cuerpo mandibular al nivel del espacio interdental entre el p4 y el m1 (Hp4-m1), las diferencias entre las medias son significativas, siendo las mandíbulas de Batallones 3 más pequeñas que las de Batallones 1.
- **Primer molar inferior (m1).** Al contrario de lo que ocurre en la mandíbula, la mayoría de las variables del m1 son significativas. Únicamente muestran diferencias significativas la longitud máxima del diente (L) y la anchura del talónido (A). La longitud es mayor en los m1 de BAT-1, mientras que la anchura del talónido es significativamente menor en esta última muestra.

- **Radio.** El radio muestra que para algunas medidas, como son la longitud latero-medial máxima de la epífisis proximal (LP2) y la anchura cráneo-caudal de la epífisis distal (AD1), los resultados obtenidos son significativos indicando una talla mayor en la muestra de Batallones 1. El resto de variables muestra diferencias no significativas.
- **Fémur.** Todos los resultados obtenidos para todas las variables estudiadas no muestran diferencias significativas para los fémures de BAT-1 y BAT-3.
- **Tibia.** Como en los casos anteriores existen diferencias entre las muestras de BAT-1 y BAT-3 siendo la primera significativamente mayor que la segunda para la mayoría de las variables estudiadas. La escasez de material puede ser responsable de que otras variables no presenten diferencias significativas, como en el caso de la anchura cráneo-caudal máxima de la epífisis proximal (PT2) y la anchura cráneo-caudal de las facetas de articulación (PT3).
- **Fíbula.** En este caso, la mayoría de los restos de fíbulas descubiertos en BAT-3 corresponden a la parte distal de la fíbula, por tanto solo se han podido contrastar las variables de la longitud latero-medial máxima de la epífisis distal (LD) y la anchura cráneo-caudal máxima de la epífisis distal (AD). La longitud de la epífisis distal (LD) muestra diferencias significativas, siendo mayor la media de la muestra de BAT-1, mientras que la anchura distal no.
- **Astrágalo.** En el caso del astrágalo los resultados obtenidos en todas las variables métricas muestran diferencias significativas, indicando que la muestra de astrágalos de BAT-3 es de talla significativamente más pequeña que la de BAT-1.
- **Calcáneo.** Como en los casos anteriores existen diferencias entre las muestras del calcáneo de BAT-1 y BAT-3 siendo la primera significativamente mayor que la segunda para la mayoría de las variables estudiadas (únicamente la H: altura desde el borde distal del calcáneo hasta el borde proximal del *sustentaculum tali*) muestra diferencias no significativas entre las muestras de ambos yacimientos.

#### 6.14.1. Resultados

Los resultados obtenidos en la comparación de las variables de los huesos fósiles de *Protictitherium crassum* indican la existencia de diferencias significativas en la talla entre los ejemplares de los yacimientos de Batallones 1 y Batallones 3.

Los análisis estadísticos indican que, para los elementos anatómicos en los que se han podido realizar los análisis, los ejemplares del yacimiento de Batallones 3 muestran una talla menor que las de Batallones 1. Resultados similares fueron obtenidos por Siliceo *et al.*, (2014) y Monesquillo *et al.*, (2014) para otras especies de

los mismos yacimientos. Estos autores comparan los restos fósiles de *Promegantereon ogygia* y *Machairodus aphanistus* hallados en los yacimientos de Batallones-1 y Batallones-3, encontrando también diferencias de talla. Dada la cronología relativa para los yacimientos del Cerro de los Batallones, propuesta por López Antoñanzas *et al.*, (2010), en la que se asigna una edad más antigua a Batallones 1 que a Batallones 3, esta diferencia de talla entre yacimientos implicaría una tendencia hacia la disminución de talla en *Protictitherium crassum*, así como en los grandes félidos registrados en este complejo de yacimientos (Siliceo, *et al.*, 2014; Monesquillo *et al.*, 2014). Estos resultados podrían indicar la existencia de diferencias entre las asociaciones de Batallones-1 y Batallones-3 debidas a condiciones ambientales diferentes y corroboradas por la presencia de *Indarctos* en BAT-3 (Morales *et al.*, 2008).

## 6.15. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Beaumont, G. De 1964.** Note sur la région otique d'*Ictitherium hipparionum* (GERVAIS). *Arch. Sc. Genève*. 17: 339-342.
- Beaumont, G. De 1969.** Breves remarques sur *Plioviverrops* KRETZOI (Carnivora). *Bull. Soc. Y and Sc. Nat.* 70 : 1-7.
- Beaumont, G. De y Mein, P. 1972.** Recherches sur le genre *Plioviverrops* Kretzoi (Carnivora, ?Hyaenidae). *Archives Sci Geneve*, 25: 383-394.
- Bonis, L. De y Koufos, G.D. 1991.** The late Miocene small carnivores of the lower Axios Valley (Macedonia, Greece). *Geobios*, 24(2): 361-379.
- Bryant, H.N. 1996.** Explicitness, stability, and universality in the phylogenetic definition and usage of taxon names: a case study of the phylogenetic taxonomy of the Carnivora (Mammalia). *Systematic Biology*, 45: 174–189
- Crusafont Pairó, M. y Truyols Santonja, J. 1956.** A biometric study of the evolution of fissiped carnivores. *Evolution*, 10: 314-332.
- Davis, D.D. 1964.** The giant panda: a morphological study of evolutionary mechanisms. *Fieldiana: Zoology Memoirs* 3: 1-339.
- Domingo, M.S., Alberdi, M.T., Azanza, B., Silva, P.G. y Morales, J. 2013.** Origin of an Assemblage Massively Dominated by Carnivorans from the Miocene of Spain. *PLoS ONE* 8(5): e63046.
- Flower, W.H. 1869.** On the value of the characters of the base of the cranium in the classification of the order Carnivora and on the systematic position of *Bassaris* and other disputed forms. *Proceedings of the Royal Society London*, 4-37 pp.
- Hilgen F.J., Lourens, L.J. y Van Dam, J.A. 2012.** The Neogene Period. En: Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M.D. y Ogg, G., eds. *A Geologic al Time Scale 2012*: 923-978 pp.
- Hunt, R.M. 1974.** Auditory bulla in carnivora – Anatomical basis for reappraisal of carnivore evolution. *Journal of Morphology*, 143 (1): 21-75.
- Hunt, R.M., Jr. y Solounias, N. 1991.** Evolution of the aeluroid Carnivora: hyaenid affinities of the Miocene carnivoran *Tungurictis spocki* from inner Mongolia. *American Museum Novitates*, 1-25
- Holekamp, K.E. y Kolowski, J.M. 2009.** Carnivores. En: Wilson, D.E. y Mittermeier, R.A. (Eds). *Handbook of the mammals of the world*. Volume 1.
- Koufos, G. D. 1980.** Palaeontological and stratigraphical study of the Neogene continental deposits of the basin of Axios river. *Scientific Annals of the Faculty of Physics and Mathematics, Aristotelian University of Thessaloniki*, 19 (11): 1-322.
- Koufos, G. D. 2011a.** A new protictithere from the late Miocene hominoid locality Ravin de la Pluie of Axios Valley (Macedonia, Greece).

- Koufos, G. D. 2011b.** The Miocene carnivore assemblage of Greece. *Estudios Geológicos*, 67(2).
- Kurten, B. 1976.** Fossil Carnivora from the Late Tertiary of Bled Douarah and Cherichira, Tunisia. *Notes du Service Géologique de Tunisie*, 42: 177-214.
- López-Antoñanzas, R., Peláez-Campomanes, P., Álvarez-Sierra, M.Á. y García-Paredes, I. 2010.** New species of *Hispanomys* (Rodentia, Cricetodontinae) from the Upper Miocene of Batallones (Madrid, Spain). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 160: 725–747.
- Monescillo, M.F.G., Salesa, M.J., Antón, M., Siliceo, G. y Morales, J. 2014.** *Machairodus aphanistus* (Felidae, Machairodontinae, Homotherini) from the late Miocene (Vallesian, MN 10) site of Batallones-3 (Torrejón de Velasco, Madrid, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology* 34 (3): 699-709
- Morales, J., Pozo, M., Silva, P.G., Domingo, M.S., López-Antoñanzas, R., Álvarez-Sierra, M.A., Antón, M., Martín-Escorza, C., Quiralte, V., Salesa, M.J., Sánchez, I.M., Azanza, B., Calvo, J.P., Carrasco, P., García-Paredes, I., Knoll, F., Hernández-Fernández, M., van der Hoek Ostende, L., Merino, L., van der Meulen, J.A., Montoya, P., Peigné, S., Peláez-Campomanes, P., Sánchez-Marco, A., Turner, A., Abella, J., Alcalde, G.M., Andrés, M., De Miguel, D., Cantalapiedra, J.L., Fraile, S., García Yelo, B.A., Gómez Cano, A.R., López Guerrero, P., Oliver Pérez, A. y Siliceo, G. 2008.** El sistema de yacimientos de mamíferos miocenos del Cerro de los Batallones, Cuenca de Madrid: Estado actual y perspectivas. *Paleontol. Nova SEPAZ*, 8: 41–117.
- Narita, Y. y Kuratani, S. 2005.** Evolution of the vertebral formulae in mammals: A perspective on developmental constraints. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 304B: 91–106.
- Qiu Z., Ye J. y Cao J. 1988.** A new species of *Percrocuta* from Tongxin, Ningxia. *Vertebrata Palasiatica*, 26: 116-127.
- Pilgrim, G.E. 1931.** *Catalogue of the Pontian Carnivora of Europe in the department of geology*. British Museum (Natural History), 1-174 pp.
- Schmidt-Kittler, N. 1976.** Raubtiere aus dem Jungtertiär Kleinasiens. Carnivores from the Neogene of Asia Minor. *Palaeontographica (A)* 155: 1-131.
- Semenov, Y. 1989.** Ictitheres and morphologically similar hyaenas from the Neogene of the USSR. *Naukova dumka*, 1: 1-180.
- Semenov, Y. 2008.** Taxonomical reappraisal of "ictitheres" (Mammalia, Carnivora) from the Late Miocene of Kenya. *Comptes Rendus Palevol*, 7 (8): 529-539.
- Siliceo, G., Salesa, M.J., Antón, M., Monesillo, M.F.G. y Morales, J. 2014.** *Promegantereon ogygia* (Felidae, Machairodontinae, Smilodontini) from the Vallesian (late Miocene, MN 10) of Spain: morphological and functional differences in two noncontemporary populations. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34 (2): 407-418

- Solounias, N. 1981.** The Turolian fauna from the island of Samos, Greece. *Contributions to Vertebrate Evolution*, 6: 1-232.
- Soria, D. 1979.** Hiénidos fósiles de España: Revisión de la Familia Hyaeniade del Neógeno superior y Pleistoceno inferior. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, España. 303 pp.
- Spoor, C.F. y Badoux, D. M. 1988.** Descriptive and functional myology of the back and hindlimb of the striped hyena (*Hyaena hyaena*, L. 1758) *Anatomischer Anzeiger*, Jena 167: 313-321.
- Taylor, M.E. 1974.** The functional anatomy of the forelimb of some African Viverridae (Carnivora). *Journal of Morphology* 143: 307-336.
- Van der Meulen, A.J., García-Paredes, I., Álvarez-Sierra, M.A., van den Hoek Ostende, J.W., Hordijk, K., Oliver, A. y Peláez-Campomanes, P. 2012.** Updated Aragonian biostratigraphy: Small Mammal distribution and its implications for the Miocene European Chronology. *Geologica Acta*, Vol. 10, 2: 159-179.
- Werdelin, L. y Solounias, N. 1991.** The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution. *Fossils Strata*, 30: 1-104.
- Werdelin, L. y Solounias, N. 1996.** Evolutionary history of hyaenas in the Miocene of Europe and Western Asia. En: Bernor, R.L., Fahlbusch, V. y Mittmann, H.-W., eds.: *The Evolution of Western Eurasian Miocene Mammal Faunas*, Columbia University Press, 290-306 pp.
- Wang, X.M. 2004.** New materials of Tungurictis (Hyaenidae, Carnivora) from Tunggur Formation, Nei Mongol. *Vertebrata Palasiatica*, 42 (2): 144-153.
- Wilson, D.E. y Mittermeier, R.A. 2009.** *Carnivores. Handbook of the mammals of the world*. Volume 1.
- Winge, H. 1895.** Jordfunde og nulevende Rovdyr (Carnivora) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *E. Museo Lundii*, 2 (4): 1-103.

I think



Then between  $A$  &  $B$ . various  
 sort of relation.  $C \neq B$ . The  
 first predication,  $B$  &  $D$   
 rather greater distinction  
 Then genus would be  
 formed. - binary relation

*Darwin's 1st Tree of Life*  
*Notebook B: 36, July 1837*

## ANÁLISIS FILOGENÉTICOS





## 7. ANÁLISIS FILOGENÉTICOS

---

El objetivo de este capítulo ha sido investigar las relaciones filogenéticas de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones y para ello se han realizado tres análisis filogenéticos diferentes.

En los dos primeros se ha estudiado la posición sistemática de *Protictitherium crassum* dentro del suborden Feliformia: el análisis 1 se ha basado exclusivamente en caracteres morfológicos de la dentición y el análisis 2 en caracteres de la morfología externa de la región auditiva.

El objetivo del análisis 3 ha sido situar a *Protictitherium crassum* dentro de la familia Hyaenidae. Este tercer análisis se ha basado en los caracteres morfológicos definidos por Werdelin y Solounias (1991) que incluyen caracteres del cráneo, mandíbula y dentición, aunque algunos de ellos han sido modificados. En este caso los taxones analizados, excepto el grupo externo, ya son considerados como hiénidos en sentido estricto.

### 7.1. ANÁLISIS 1: RELACIÓN DE *PROTICTITHERIUM CRASSUM* DENTRO DEL SUBORDEN FELIFORMIA BASADO EN CARACTERES DE LA DENTICIÓN

Este primer análisis ha tenido como objetivo estudiar la posición sistemática de *Protictitherium crassum* dentro del suborden Feliformia. Se ha basado exclusivamente en caracteres morfológicos de la dentición, codificándose un total de 54 caracteres (Tabla 7.1 A y B).

Se ha considerado un número total de 15 taxones, seleccionándose carnívoros del suborden Feliformia con representantes actuales: Familia Felidae (*Felis sylvestris*), Familia Herpestidae (*Herpestes ichneumon*, *Herpestides antiquus*, *Atilax paludinosus* y *Crossarchus obscurus*), Familia Eupleridae (*Fossa fossana*), Familia Viverridae (*Viverra tangalunga*, *Genetta genetta* y *Poiana richardsoni*) y Familia Prionodontidae (*Prionodon pardicolor*). Además, se han incluido especies fósiles: Familia Viverravidae (*Protictis schaffi*) y Familia Hyaenidae (*Ictitherium gaudryi*, *Hyaenatherium wongii* e *Hyanictitherium hyaenoides*) junto con *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones.

### **7.1.1. Caracteres**

- **Carácter 1: Presencia o ausencia de parastilo en el P2**

0: Ausente o vestigial (0), 1: Presente-cuspidado

- **Carácter 2: Desarrollo de cúspide posterior (metastilo) en el P2**

0: Ausente/vestigial, 1: Fuerte

- **Carácter 3: Expansión basal postero-lingual en el P2**

0: Ausente/reducida, 1: Fuerte

- **Carácter 4: Cíngulo anterior que incluye al parastilo en el P2**

0: Ausente/débil, 1: Muy desarrollado

- **Carácter 5: Presencia de parastilo en el P3**

0: Ausente o vestigial, 1: Presente-cuspidado

- **Carácter 6: Desarrollo de cúspide posterior (metastilo) en el P3**

0: Ausente/vestigial, 1: Fuerte

- **Carácter 7: Expansión basal postero-lingual en el P3**

0: Ausente/reducida, 1: Fuerte

- **Carácter 8: Presencia o ausencia del protocono asociado a la expansión lingual-basal en el P3**

0: Ausencia, 1: Presencia

- **Carácter 9: Cíngulo anterior que incluye al parastilo en el P3**

0: Ausente/débil, 1: Muy desarrollado

- **Carácter 10: Ensanchamiento labial-lingual en el P3**

0: Débil (0), 1: Ensanchado, 2: Muy ensanchado

- **Carácter 11: Morfología oclusal del P4**

0: Estirado, 1: Acortado con forma subtriangular

- **Carácter 12: Talla del parastilo en el P4**

0: Ausente/pequeño, 1: Fuerte

- **Carácter 13: Talla del metastilo en el P4**

0: Similar en talla al paracono, 1: Más corto, reducido, 2: Más largo

- **Carácter 14: Morfología del protocono en el P4**

0: Coniforme, 1: Crestiforme

- **Carácter 15: Talla del protocono en el P4**

0: Normal, 1: Muy desarrollado/grande

- **Carácter 16: Istmo de unión protocono-paracono en el P4**

0: Corto, pequeño, 1: Largo, grande

- **Carácter 17: Cíngulo lingual en el P4**

0: Débil/regular, 1: Fuerte

- **Carácter 18: Morfología de las cúspides labiales (paracono-metacono) en el coniformes (0), crestiformes (1)**

- **Carácter 19: Morfología del protocono en el M1**

0: Coniforme con crestas visibles, 1: Crestiforme, crístidas indiferenciables

- **Carácter 20: Presencia o ausencia de paracónulo en el M1**  
0: Presencia/pequeño, 1: Ausencia
- **Carácter 21: Presencia o ausencia de metacónulo en el M1**  
0: Presencia/pequeño, 1: Ausencia
- **Carácter 22: Presencia o ausencia de cingulo lingual en el protocono del M1**  
0: Presencia, 1: Ausencia
- **Carácter 23: Talla del cingulo lingual en el M1**  
0: Continuo y relativamente fuerte, 1: Muy fuerte
- **Carácter 24: Parastilo-Área estilar en el M1**  
0: Parastilo cortante, largo, perpendicular al eje antero-posterior, área estilar grande,  
1: Reducción, desaparición
- **Carácter 25: Metastilo-Área estilar en el M1**  
0: Metastilo fuerte, área estilar grande, 1: Reducción, desaparición
- **Carácter 26: Morfología oclusal del M1**  
0: Rectangular con lado labial más largo que lingual, 1: Subtriangular
- **Carácter 27: Cingulo labial en el M1**  
0: Fuerte, 1: Débil o reducido
- **Carácter 28: Inflexión media en la muralla labial en el M1**  
0: Muy pronunciada, 1: Suave o incluso rectilínea
- **Carácter 29: Talla del M2 con respecto al M1**  
0: Talla media con respecto al M1, 1: Grande, 2: Reducida, 3: Perdida
- **Carácter 30: Ensanchamiento bucal-lingual en el p2**  
0: Débil, 1: Ensanchado, 2: Muy ensanchado
- **Carácter 31: Ensanchamiento labial-lingual en el P3**  
0: Débil, 1: Ensanchado, 2: Muy ensanchado
- **Carácter 32: Talla del paracónido en el p4**  
0: Talla pequeña/moderada, 1: Fuerte
- **Carácter 33: Desarrollo del talónido en el p4**  
0: Ausente/incipiente, 1: Presente/fuerte
- **Carácter 34: Ensanchamiento labial-lingual en el p4**  
0: Débil, 1: Ensanchado, 2: Muy ensanchado
- **Carácter 35: Morfología del trigónido en el m1**  
0: Corto, con paracónido /metacónido muy juntos, contorno oclusal en V cerrada,  
1: Alargado, paracónido y metacónido separados, contorno en V abierta
- **Carácter 36: Altura del trigónido con respecto al talónido en el m1**  
0: Alto, 1: Bajo
- **Carácter 37: Tamaño relativo de las cúspides del trigónido en el m1**  
0: Protocónido más alto, 1: Con talla y altura similar
- **Carácter 38: Talla del talónido en el m1**

0: Talla más pequeña que el trigónido, 1: Alargado, casi de la misma talla que el trigónido o mayor

- **Carácter 39: Presencia o ausencia de entocónido en el m1**

0: Presencia, 1: Ausencia

- **Carácter 40: Presencia o ausencia de crístida oblicua en el m1**

0: Ausencia, 1: Presencia

- **Carácter 41: Altura cúspides del talónido en el m1**

0: Más bajas que el trigónido, 1: De igual altura que el talónido

- **Carácter 42: Talla del m2 con respecto al m1**

0: Talla media con respecto al m1, 1: Grande, 2: Reducido, 3: Perdida

- **Carácter 43: Morfología del trigónido en el m2**

0: Trigónido completo, 1: Reducción de las cúspides

- **Carácter 44: Altura del paracono en el P3**

0: Alto, 1: Bajo

- **Carácter 45: Altura del paracono en el P4**

0: Alto, 1: Bajo

- **Carácter 46: Altura del protocónido en el p4**

0: Alto, 1: Bajo

- **Carácter 47: Presencia o ausencia de entocónido en p4**

0: Ausente o incipiente, 1: Presente-fuerte

- **Carácter 48: Talla del entocónido en m1**

0: Menor o igual al hipocónido, 1: Mayor que el hipocónido

- **Carácter 49: Entocónido en m2**

0: Ausente o vestigial, 1: Fuerte

- **Carácter 50: Talla del M1**

0: Media-grande, 1: Muy reducida

- **Carácter 51: Presencia o ausencia de p1**

0: Presencia, 1: Ausencia

- **Carácter 52: Presencia o ausencia de p2**

0: Presencia, 1: Ausencia

- **Carácter 53: Presencia o ausencia de hipocónido en el p3**

0: Presencia, 1: Ausencia

- **Carácter 54: Desarrollo del metacónido en el m1**

0: Bien desarrollado, 1: Reducido, 2: Muy reducido o perdida

|                                    | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 |
|------------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| <i>Herpestides antiquus</i>        | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0  | 0  | 1  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  |
| <i>Crossarchus obscurus</i>        | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  |
| <i>Fossa fossana</i>               | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  |
| <i>Viverratangalunga</i>           | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  |
| <i>Protictis schaffi</i>           | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Protictitherium crassum</i>     | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  |
| <i>Genetta genetta</i>             | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  |
| <i>Herpestes ichneumon</i>         | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  |
| <i>Atilax paludinosus</i>          | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  |
| <i>Ictitherium gaudryi</i>         | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0  | 0  | 1  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  |
| <i>Hyaenotherium wongii</i>        | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1  | 0  | 1  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  |
| <i>Hyaenictitherium hyaenoides</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1  | 0  | 1  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  |
| <i>Felis sylvestris</i>            | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | –  | –  | –  | –  | –  | –  | –  | –  | –  | –  |
| <i>Poiana richardsoni</i>          | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | –  | –  | –  | –  | –  | –  | –  | –  | –  | –  |
| <i>Prionodon pardicolor</i>        | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  |

Tabla 7.1. A. Matriz de datos con los caracteres dentarios codificados.

|                                    | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 42 | 43 | 44 | 45 | 46 | 47 | 48 | 49 | 50 | 51 | 52 | 53 | 54 |
|------------------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| <i>Herpestides antiquus</i>        | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Crossarchus obscurus</i>        | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  |
| <i>Fossa fossana</i>               | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Viverratangalunga</i>           | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  |
| <i>Protictis schaffi</i>           | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Protictitherium crassum</i>     | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Genetta genetta</i>             | 0  | 2  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  |
| <i>Herpestes ichneumon</i>         | 0  | 2  | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Atilax paludinosus</i>          | 1  | 2  | 1  | 1  | 1  | 0  | 2  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  |
| <i>Ictitherium gaudryi</i>         | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 2  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Hyaenotherium wongii</i>        | 0  | 2  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 2  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  |
| <i>Hyaenictitherium hyaenoides</i> | 0  | 2  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 2  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  |
| <i>Felis sylvestris</i>            | –  | 3  | –  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 3  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | –  | 1  | 1  | 1  | 0  | 2  |
| <i>Poiana richardsoni</i>          | –  | 3  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  |
| <i>Prionodon pardicolor</i>        | 0  | 3  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 2  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  |

Tabla 7.1. B. Matriz de datos con los caracteres dentarios codificados.

### 7.1.2. Resultados

Se ha partido de una matriz de datos con 54 caracteres y 15 taxones, con *Protictis schaffi* (Familia extinta Viverravidae) como grupo externo (Outgroup).

El análisis filogenético ha dado como resultado la obtención de 30 árboles igualmente parsimoniosos. Para el análisis se ha estimado el consenso regla de mayoría 50 % “Majority rule” (Figura 7.1) y el consenso estricto (Figura 7.2). En ambos casos se obtienen dos grupos de taxones bien agrupados formando un clado monofilético, el grupo de los Herpestidae y el de los Hyaenidae.

En el árbol filogenético del consenso estricto, se puede observar que el resto de los taxones queda sin resolver, aunque todos ellos se unen en un clado que muestra una relación de grupo hermano con *Fossa* (Familia Eupleridae).

El árbol filogenético que representa la regla de mayoría 50 % “Majority rule” muestra una relación de grupo hermano entre los Herpestidae y *Genetta*. El clado formado por ambos grupos se incluye en otro mayor que contiene a los Hyaenidae y a la agrupación de *Felis* y *Poiana* y a *Prionodon*. Todos ellos a su vez muestran una relación de grupo hermano con *Herpestes*, y el clado formado por ambos grupos, la misma relación con *Viverra*, y a su vez esta agrupación con *Fossa*, como ocurre en el cladograma de consenso estricto.

Lo más importante para el propósito de nuestro análisis es la posición que ocupa *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones, que como muestran árboles filogenéticos aparece siempre asociado a los otros hiénidos: *Ictitherium*, *Hyaenotherium* e *Hyaenictitherium*. Por lo tanto, el resultado del análisis demuestra la pertenencia de *Protictitherium* a la familia Hyaenidae y nos permite definir con precisión la diagnosis de los representantes basales del clado.

Sin embargo, ni el árbol filogenético de consenso estricto, ni el de la mayoría 50 % “Majority rule” nos aportan precisión en la búsqueda de un origen para la familia Hyaenidae. Lo que viene a corroborar todas las dificultades apuntadas anteriormente con respecto a las relaciones filogenéticas basadas en caracteres morfológicos en el interior del suborden Feliformia.

No obstante, estos árboles filogenéticos nos suministran una importante fuente de información sobre el porqué de estas dificultades. Por ejemplo, si analizamos el agrupamiento de *Genetta* con los Herpestidae, vemos que *Genetta* es más cercano a *Herpestes* que a *Poiana* o *Viverra*, a pesar de que los tres taxones se incluyen habitualmente en la misma familia Viverridae. La estructura de la región auditiva, y toda la batería de análisis moleculares y morfológicos externos excluyen una relación, al menos tan próxima, entre *Herpestes* y *Genetta*.

La morfología dentaria de ambos géneros presenta un patrón similar de tipo mesocarnívoro (considerando solo el grupo analizado Feliformia), con grados similares de reducción de los molares, carníceras no muy especializadas y premolares relativamente sencillos. *Genetta* y *Herpestes* muestran adaptaciones dentarias muy cercanas ocupando un espacio morfológico claramente diferenciado del ocupado por las formas más hipercarnívoras, tales como *Prionodon*, *Poiana* y *Felis*, que a su vez se clasifican generalmente en familias diferentes. Por otra parte, los taxones más hipocarnívoros tampoco presentan agrupaciones evidentes y se sitúan, o bien en posiciones muy basales como *Fossa* y *Viverra*, o dentro de los dos clados definidos en el análisis (*Ictitherium* con los Hyaenidae y *Crossarchus* con los Herpestidae).

La conclusión es evidente, si excluimos a los Felidae (modernos y fósiles), el resto de las familias de Feliformia, o al menos las más diversificadas; Viverridae, Herpestidae, Hyaenidae y Eupleridae, han sido capaces y han tenido el tiempo y el espacio geográfico necesario para producir cladogénesis complejas, que han abarcado un amplio espectro de adaptaciones dentarias (hipo, meso e hipercarnívoras).

El caso de los actuales Eupleridae es paradigmático y, con solo algo más de media docena de especies actuales, la familia cubre un rango de adaptaciones casi tan amplio como el resto de las familias del suborden Feliformia (Gregory y Hellman, 1939; Yoder *et al.*, 2003). Algo similar ocurre en Viverridae y en Herpestidae (Morales *et al.*, 2008) y lo mismo se observa en Hyaenidae si incluimos las formas fósiles, entre las que se encuentran especies muy hipocarnívoras, como *Plioviverrops* e *Ictitherium* hasta otras hipercarnívoras avanzadas como *Euryboas lunensis*, por supuesto incluyendo mesocarnívoros como el propio *Protictitherium crassum* (Soria, 1979).

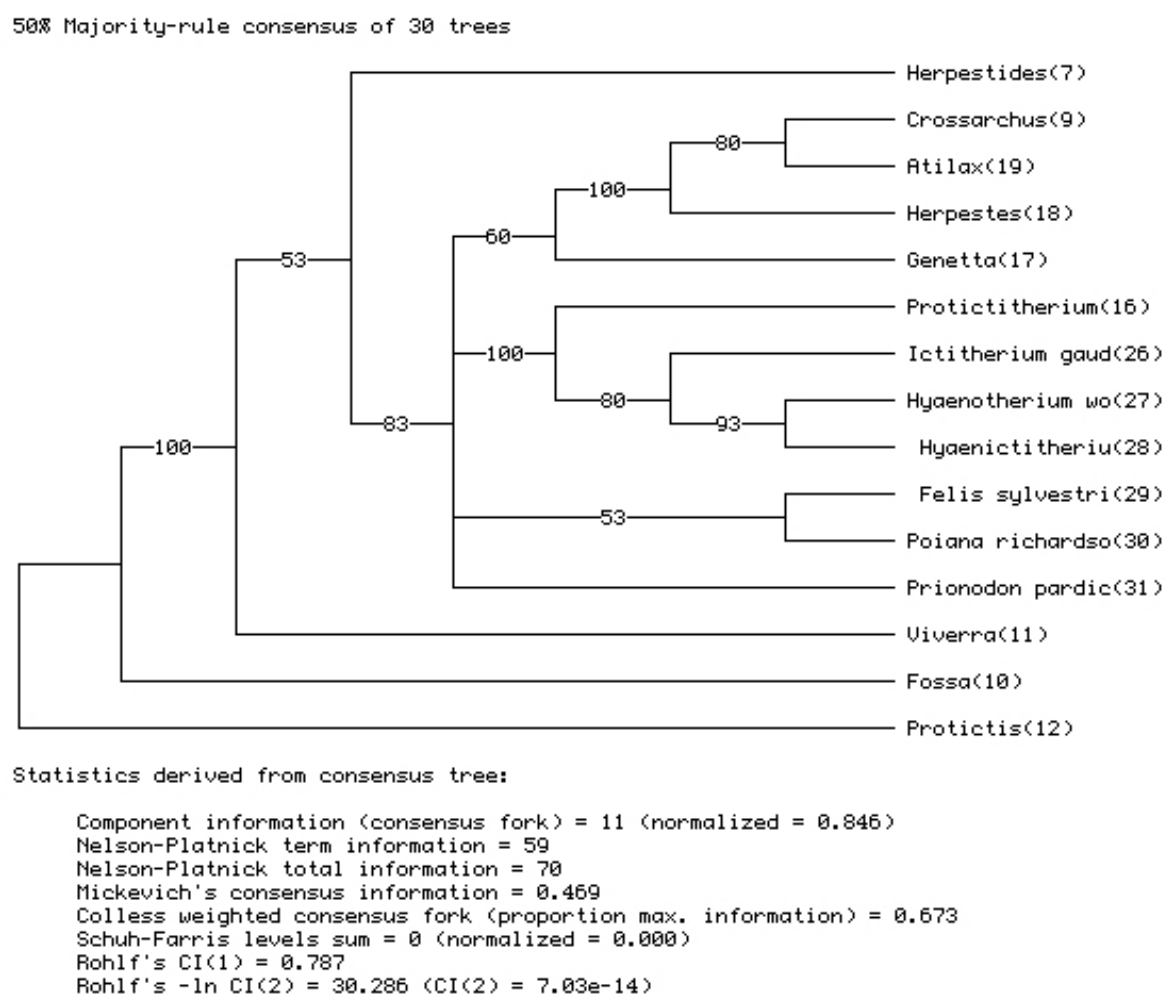
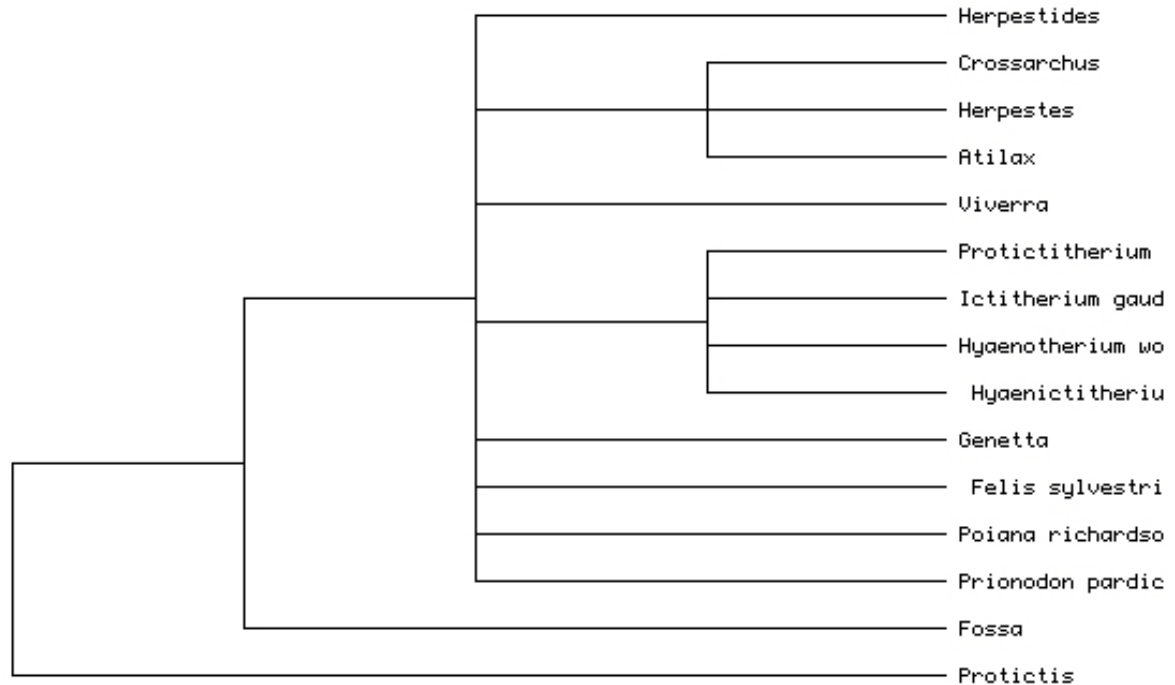


Figura 7.1. ÁRBOL FILOGENÉTICO. Consenso 50 % (Majority rule) basado en los caracteres de la dentición.



Strict consensus of 30 trees:



Statistics derived from consensus tree:

Component information (consensus fork) = 4 (normalized = 0.308)  
 Nelson-Platnick term information = 30  
 Nelson-Platnick total information = 34  
 Mickevich's consensus information = 0.163  
 Colless weighted consensus fork (proportion max. information) = 0.327  
 Schuh-Farris levels sum = 0 (normalized = 0.000)  
 Rohlf's CI(1) = 0.353  
 Rohlf's  $-\ln CI(2)$  = 17.374 (CI(2) = 2.85e-08)

Figura 7.2. ÁRBOL FILOGENÉTICO. Consenso estricto basado en los caracteres de la dentición.

## **7.2. ANÁLISIS 2: RELACIÓN DE *PROTICTITHERIUM CRASSUM* DENTRO DEL SUBORDEN FELIFORMIA BASADO EN CARACTERES DE LA REGIÓN AUDITIVA.**

Al igual que en el análisis anterior se ha estudiado la posición sistemática de *Protictitherium crassum* dentro del suborden Feliformia. Sin embargo, en este caso los caracteres estudiados han sido exclusivamente los relacionados con la morfología externa de la región auditiva. Se han codificado 9 caracteres morfológicos. La matriz de datos obtenida se muestra en la tabla 7.2.

Se ha trabajado con 15 taxones, que al igual que en el análisis anterior corresponden a carnívoros del suborden Feliformia de especies actuales: Familia Felidae (*Felis sylvestris*), Familia Herpestidae (*Herpestes ichneumon*, *Herpéstides antiquus* y *Crossarchus obscurus*), Familia Eupleridae (*Fossa fossana*), Familia Viverridae (*Viverra zambesiaca* y *Genetta genetta*) y Familia Prionodontidae (*Prionodon pardicolor*); Y las tres mismas especies fósiles de la Familia Hyaenidae (*Ictitherium gaudryi*, *Hyaenatherium wongii*, e *Hyanictitherium hyaenoides*) junto con *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones.

La diferencia con el análisis 1 es que se han suprimido 3 especies: *Atilax paludinosus* (Familia Herpestidae), *Poiana richardsoni* (Familia Viverridae) y *Protictis schaffi* (Familia Viverridae) y se han sustituido por 3 especies diferentes: *Galidia elegans* (Familia Eupleridae), *Civettictis civetta* (Familia Viverridae) y *Nandinia binotata* (Familia Nandiniidae).

### **7.2.1. Caracteres**

- **Carácter 55: Osificación de la bulla timpánica**  
0: No osificada o solo parcialmente, 1: Totalmente osificada
- **Carácter 56: Desarrollo de la apófisis paroccipital.**  
0: Desarrollo moderado, 1: Muy desarrollada, 2: Reducida o muy reducida
- **Carácter 57: Talla de la apófisis o proceso mastoideo**  
0: Talla moderada, 1: Reducido
- **Carácter 58: Desarrollo de la región mastoidea externa**  
0: Desarrollo moderado, 1: Muy desarrollada, 2: Reducida o muy reducida
- **Carácter 59: Morfología del meato auditivo externo**  
0: Simple, sin separación de la cresta temporal, 1: Con anillo o conducto osificado
- **Carácter 60: Talla del ectotimpánico**  
0: Pequeña con respecto al entotimpánico, 1: De talla similar, 2: Más grande y desarrollado

- **Carácter 61: Morfología del ectotimpánico**

0: Forma de anillo o herradura, 1: Ensanchado con tendencia a comprimirse

- **Carácter 62: Morfología del ectotimpánico**

0: Liso, 1: Surcado o deprimido

**Carácter 63: Hinchazón del entotimpánico**

0: Moderadamente hinchado, algo más que el ectotimpánico, 1: Muy hinchado, 2: Situado bajo el ectotimpánico

A continuación se detalla la matriz de datos final:

|                                    | 55 | 56 | 57 | 58 | 59 | 60 | 61 | 62 | 63 |
|------------------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| <i>Herpestides antiquus</i>        | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Crossarchus obscurus</i>        | 1  | 2  | 1  | 2  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  |
| <i>Fossa fossana</i>               | 1  | 0  | 0  | 2  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  |
| <i>Viverra zangara</i>             | 1  | 1  | 1  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  |
| <i>Procyonictis crassus</i>        | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 2  | 0  | 0  | 2  |
| <i>Genetta genetta</i>             | 1  | 0  | 1  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Herpestes ichneumon</i>         | 1  | 2  | 1  | 2  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  |
| <i>Galidia elegans</i>             | 1  | 0  | 0  | 2  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  |
| <i>Civettictis civetta</i>         | 1  | 1  | 1  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  |
| <i>Nandinia binotata</i>           | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Ictitherium gaudryi</i>         | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 2  | 0  | 0  | 2  |
| <i>Hyaenotherium wongii</i>        | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 2  | 0  | 0  | 2  |
| <i>Hyaenictitherium hyaenoides</i> | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 2  | 0  | 0  | 2  |
| <i>Felis sylvestris</i>            | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  |
| <i>Prionodon pardicolor</i>        | 1  | 0  | 1  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |

Tabla 7.2. Matriz de datos con los caracteres de la región auditiva codificados.

## 7.2.2. Resultados

Se ha partido de una matriz de datos con 9 caracteres y 15 taxones, con *Nandinia binotata* como grupo externo (Outgroup).

Los resultados obtenidos son coherentes con los obtenidos anteriormente en el análisis 1. No obstante, este estudio permite precisar algunos aspectos interesantes para el conocimiento de la evolución del grupo.

Como se puede observar en el análisis anterior, *Herpestides* aparece como un género muy basal (Figura 7.1). Sin embargo tanto *Viverra* como *Fossa*, situados en el anterior cladograma en la base del mismo, en este caso se encuentran claramente integrados en un amplio clado que agrupa a Herpestidae, Eupleridae y dos grupos de Viverridae; uno Viverrinae con *Viverra* y *Civettictis*, y otro que agrupa a *Genetta* con *Prionodon*. Este clado junto con los hiénidos y Felidae forman un único nodo (tricotomía) (Figura 7.4).

A diferencia de los caracteres morfológicos de la dentición, la morfología de la región auditiva externa se muestra mucho más estable en el interior de los grupos reconocidos en el suborden Feliformia.

En este análisis las familias Herpestidae y Eupleridae aparecen como grupos hermanos. Esta relación defendida para algunas formas incluidas ahora en la familia Eupleridae, no solía abarcar a *Fossa* cuya dentición es claramente primitiva. La relación de estas dos familias (Herpestidae y Eupleridae) más estrecha con los Viverridae que con los Hyaenidae es muy interesante y podría ser muy coherente con lo observado en el registro fósil y con el escenario geográfico en el que estos grupos han evolucionado.

El registro fósil nos permite reconocer con claridad a un Felidae desde el Mioceno inferior y probablemente durante el Oligoceno. Pero fuera de ese clado el resto son formas de difícil asignación sistemática, que vienen clasificándose en la familia Stenoplesictidae, con especialización cercana a los félidos. Es pues muy probable que el clado Felidae (con o sin Stenoplesictidae) sea uno de los más tempranos en separarse del tronco común feliformia. Su dentición es muy reducida en comparación con el resto de los Feliformia y su región auditiva es bastante conservadora, manteniendo un patrón poco derivado, en el que el entotimpánico está fuertemente hinchado. Esto se reconoce claramente ya con *Proailurus* (Oligoceno superior-Mioceno inferior). Contemporáneo con *Proailurus*, nos encontramos con *Herpestides*, cuya dentición y región auditiva están poco especializadas constituyendo un género troncal a los Viverridae (Hunt, 1991). Sin embargo, ese mismo argumento podría ser extendido a los otros grupos de Feliformia, como indican los diferentes análisis aquí expuestos. En conclusión, la dentición y región auditiva de *Herpestides* son próximas a las de algunos Viverridae, pero probablemente sólo para los caracteres plesiomórficos.

La presencia de formas transicionales entre *Herpestides* y *Protictitherium* e incluso las semejanzas morfológicas de la dentición entre ambos géneros, podrían sugerir una relación estrecha entre ellos, tal y como propuso Beaumont (1967). Sin embargo, para poder confirmar este hecho es necesario el estudio de material más completo. Especies próximas a *Herpestides* han sido descritas en el Mioceno inferior de África por Schmidt-Kittler (1987) y Morales *et al.*, (1998; 2003; 2008), pero ninguna de ellas muestra afinidades estrechas con *Protictitherium*, probablemente ellas representan el stock ancestral del cual han derivado los Viverridae, Herpestidae y Eupleridae, pero en esta época temprana es difícil reconocer a estas familias.

En conclusión, aunque el origen y relaciones de la familia Hyaenidae queda abierto, parece absolutamente claro que *Protictitherium* es un miembro primitivo de la familia que ya comparte algunas de las autopomorfías que definen al grupo. Por otra parte, aunque quedan dudas razonables sobre las relaciones de los Hyaenidae con los

otros feliformia, en nuestra opinión la hipótesis más plausible es proponer una relación de grupos hermanos entre Hyaenidae y el clado formado por Eupleridae-Herpestidae-Viverridae. Es posible ver una relación de grupos hermanos entre este gran clado (Hyaenidae + Eupleridae-Herpestidae-Viverridae) con los Felidae. Sin embargo, hay que señalar que existe documentación importante que sugiere que estos dos grupos se separaron muy tempranamente, y formas de difícil clasificación como los Stenoplesictidae, o los actuales *Prionodon* podrían ocupar esta posición más parsimoniosamente (Figura 7.3, 7.4, 7.5 y 7.6).

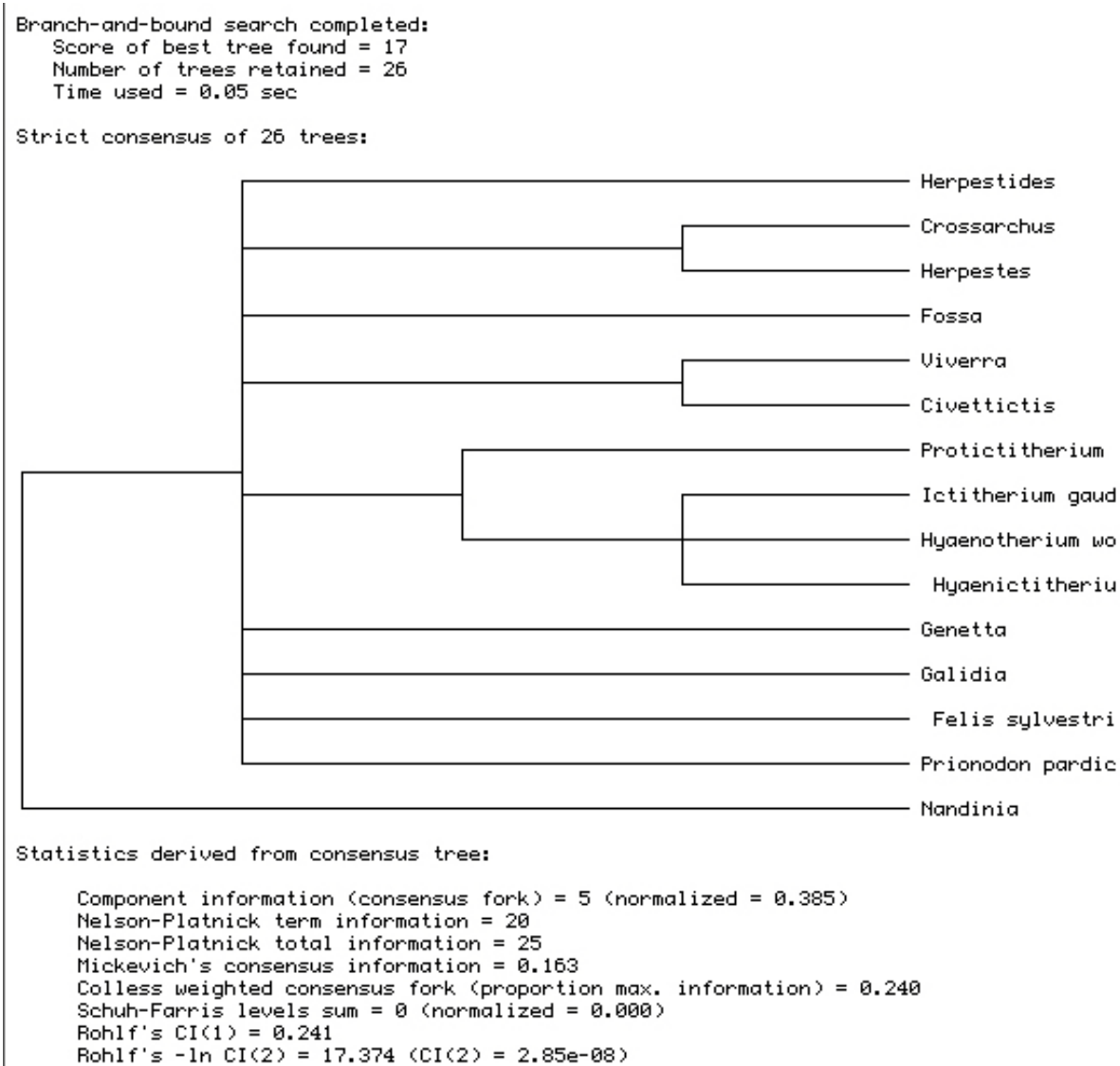
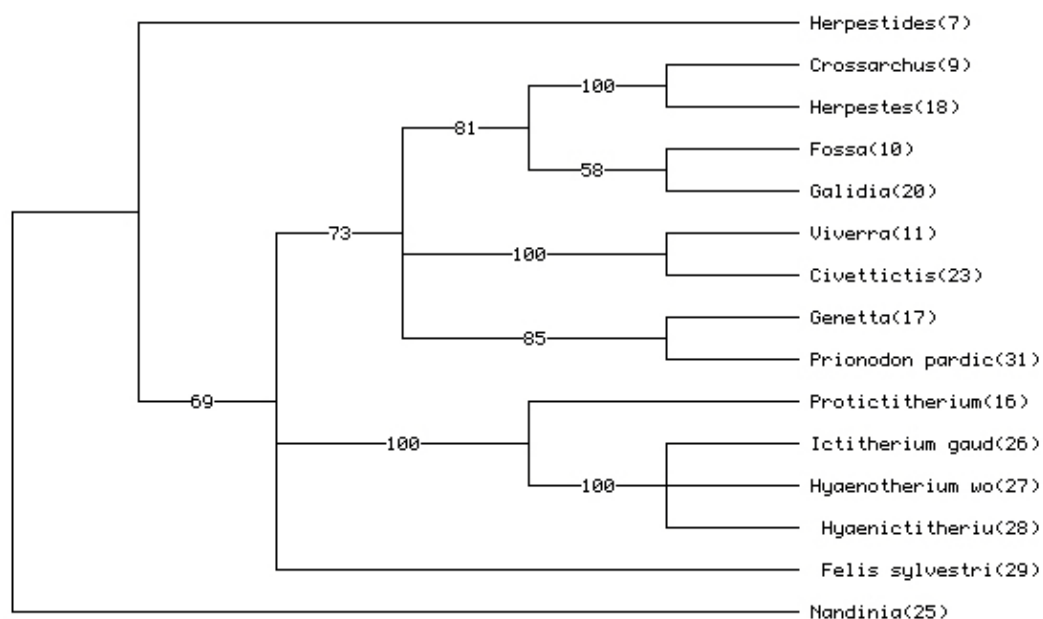


Figura 7.3. ÁRBOL FILOGENÉTICO. Consenso estricto basado en los caracteres de la bulla timpánica.

50% Majority-rule consensus of 26 trees



Statistics derived from consensus tree:

Component information (consensus fork) = 10 (normalized = 0.769)  
 Nelson-Platnick term information = 44  
 Nelson-Platnick total information = 54  
 Mickevich's consensus information = 0.449  
 Colless weighted consensus fork (proportion max. information) = 0.519  
 Schuh-Farris levels sum = 0 (normalized = 0.000)  
 Rohlf's CI(1) = 0.721  
 Rohlf's -ln CI(2) = 29.699 (CI(2) = 1.26e-13)

Figura 7.4. ÁRBOL FILOGENÉTICO. Consenso 50 % "Majority rule" basado en los caracteres de la bulla timpánica.

Bootstrap 50% majority-rule consensus tree

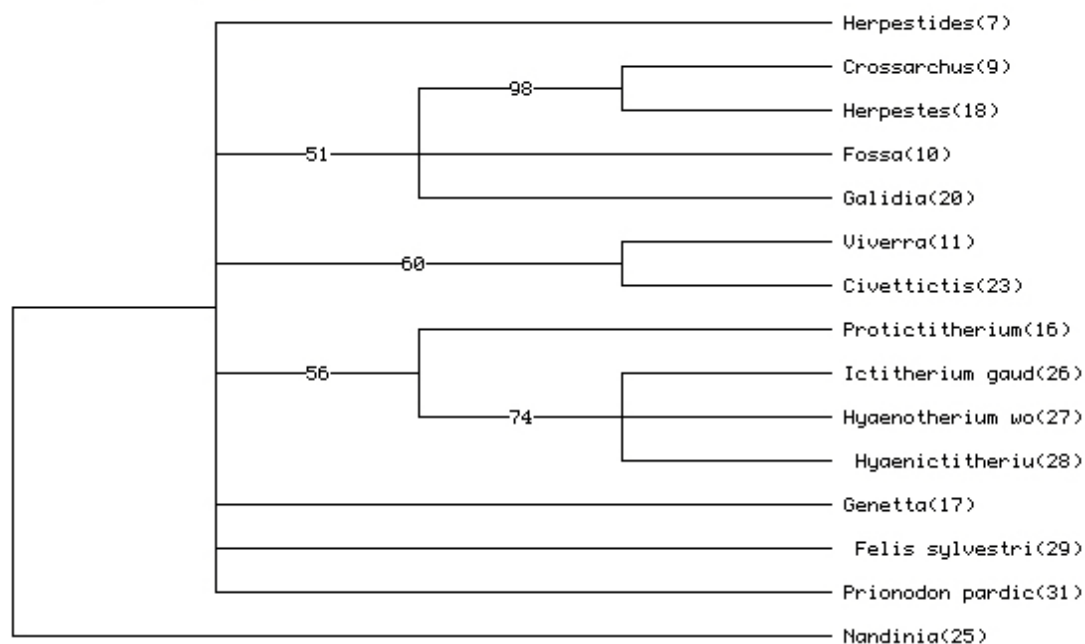


Figura 7.5. ÁRBOL FILOGENÉTICO. Consenso 50 % "Majority rule" con el índice de Bootstrap basado en los caracteres de la bulla timpánica.

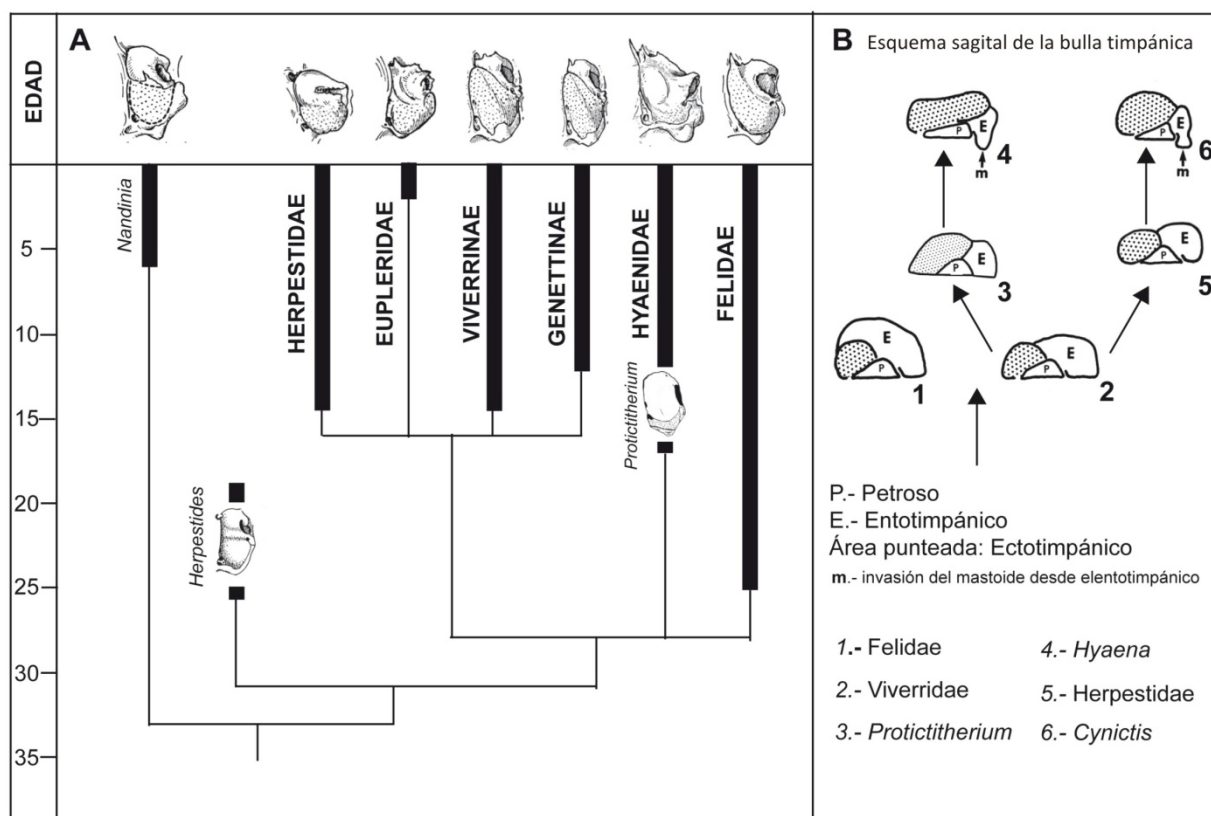


Figura 7.6:

**A:** Biocronología e hipótesis filogenética de los grupos más importantes de Feliformia basada en el análisis obtenido (majority rule) considerando exclusivamente los caracteres de la región auditiva externa. Se observa un esquema en vista ventral de la bulla timpánica con el desarrollo y tamaño relativo del ectotimpánico (área lisa) y del entotimpánico, área punteada, de cada uno de los taxones considerados.

Los esquemas proceden de Gregory y Hellman (1939), excepto el correspondiente a *Herpestides*, obtenido de Beaumont (1969) y el de *Protictitherium*, realizado para el presente trabajo.

**B:** Diagrama mostrando los diferentes patrones morfológicos de la bulla timpánica, sección sagital (antero-posterior). Se ha añadido el esquema de *Protictitherium crassum* de Batallones 1. Las flechas indican una posible dirección en el cambio morfológico (Modificado de Hunt, 1987).

A continuación se puede observar en la figura 7.7 una representación esquemática de la región auditiva con la posición y la talla relativa de las cámaras de varios hiénidos fósiles (Semenov, 2008) comparándolos con *Protictitherium crassum* de Batallones 1.

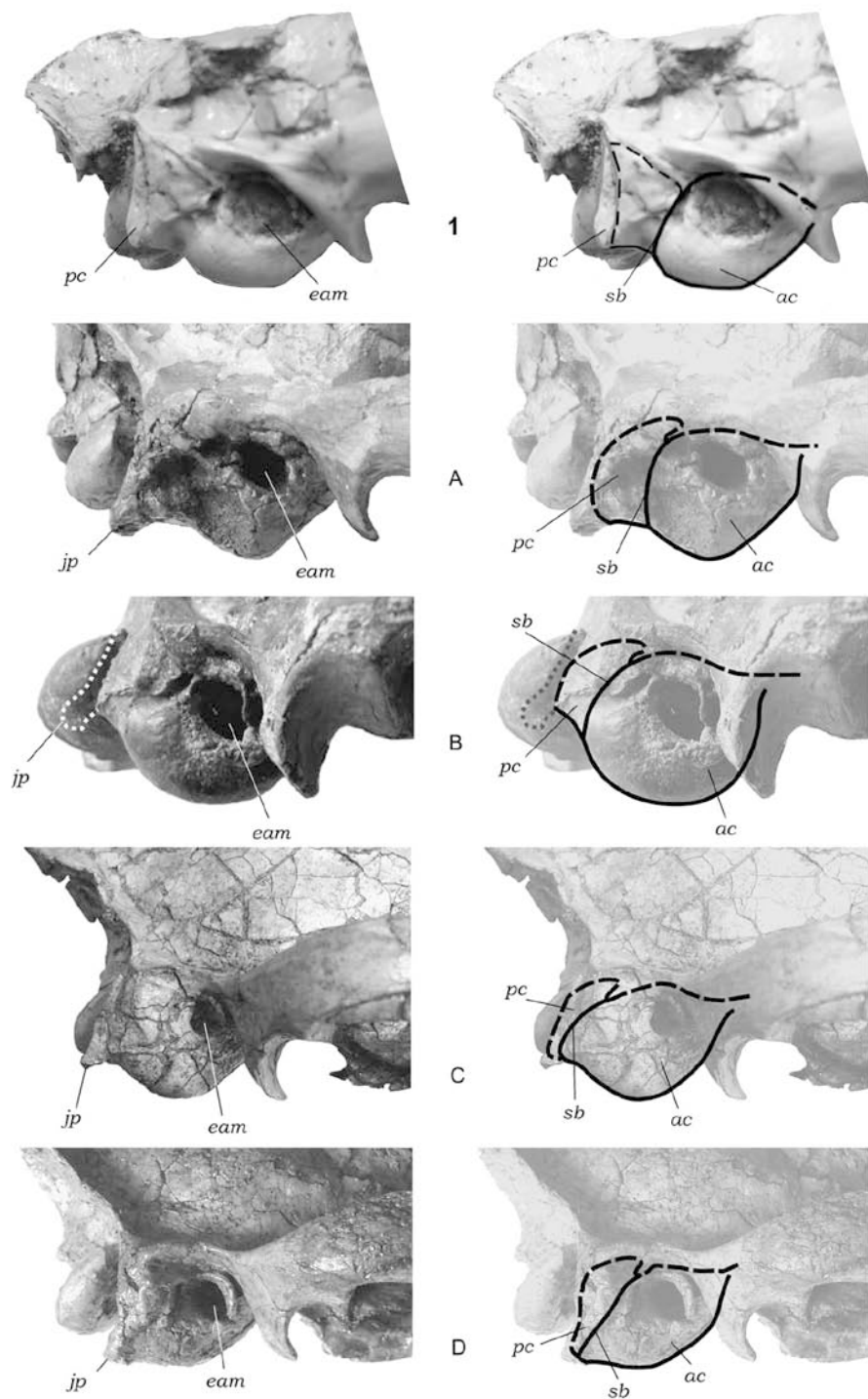


Figura 7.7. Representación esquemática de la forma de la región auditiva (vista lateral) con la posición y talla relativa de las cámaras.

**1.** *Protictitherium crassum* de Batallones 1 (B-1990). **A-D.** Según Semenov (2008, fig.2, p. 531). **A:** *Ictitherium viverrinum* de Novoelizavetovka (NNPM 43-2274), **B:** *Thalassictis robusta* de Kishinev (PMNUO 2971), **C:** *Hyaenictitherium venator* de Novoelizavetovka (NNPM 43-2275), **D:** *Hyaenotherium magnun* de Cherevichnoe (NNPM 45-4252). Las figuras no están a escala. Abreviaturas: ac: cámara anterior (ectotimpánica); eam: meato auditivo externo; jp: apófisis paraoccipital; pc: cámara posterior (entotimpánica); sb: *septum bullae*.



### 7.3. ANÁLISIS 3: RELACIÓN DE *PROTICTITHERIUM CRASSUM* CON LA FAMILIA HYAENIDAE

En este análisis filogenético se propone una nueva hipótesis cladística basándonos en el trabajo realizado por Werdelin y Solounias (1991).

Se ha partido de la matriz de datos que estos autores utilizan en su trabajo, con 20 caracteres y 19 taxones. De estos taxones, 15 corresponden a especies fósiles de hiénidos, 3 a especies actuales y por último los autores han incluido un antecesor hipotético (HYPANC) como grupo externo (Outgroup).

En cuanto a los caracteres, en dicha publicación los autores definen un total de 47 caracteres, pero para la matriz de datos con las especies fósiles tan sólo utilizan 20. Los caracteres morfológicos codificados en la matriz son caracteres cualitativos de la dentición, mandíbula y cráneo.

En la realización de este nuevo análisis filogénico se han introducido una serie de cambios en la matriz de datos de Werdelin y Solounias (1991). En primer lugar, se ha incorporado un nuevo carácter a los codificados por estos autores y se ha eliminado otro de los que ya existía. Además, se ha modificado la numeración de estos caracteres con respecto a la original, agrupando los caracteres de la dentición, la mandíbula y el cráneo independientemente.

También, se han incluido 2 nuevos taxones: *Protictitherium crassum* de los yacimientos paleontológicos del Cerro de los Batallones y la especie actual *Viverra tangalunga* (que se ha empleado como grupo externo en lugar de HYPANC). Se han codificado los caracteres propuestos por Werdelin y Solounias (1991) para estos dos nuevos taxones y se han incorporado a la matriz de datos.

Para el análisis filogenético hemos utilizado el software de máxima parsimonia TNT v.1.1 (Goloboff *et al.*, 2008), empleando la misma metodología que la propuesta por Werdelin y Solounias (1991). Curiosamente, al codificar al vivérrido *V. tangalunga* como outgroup, algunos de los caracteres han cambiado el estado de carácter plesiomórfico respecto la publicación original, pero se ha decidido no modificar la codificación para una comparación más sencilla con los datos originales.

Dado que en la publicación original no se detalla si están o no ordenados y el tipo de ordenación de los caracteres empleados, se han realizado diversos análisis sin incluir los especímenes nuevos (*Protictitherium crassum* y *Viverra tangalunga*) con los taxones originales del trabajo de Werdelin y Solounias (1991) hasta replicar los resultados originales. Nuestros resultados muestran que todos los caracteres han sido tratados como no ordenados (Figura 7.8).

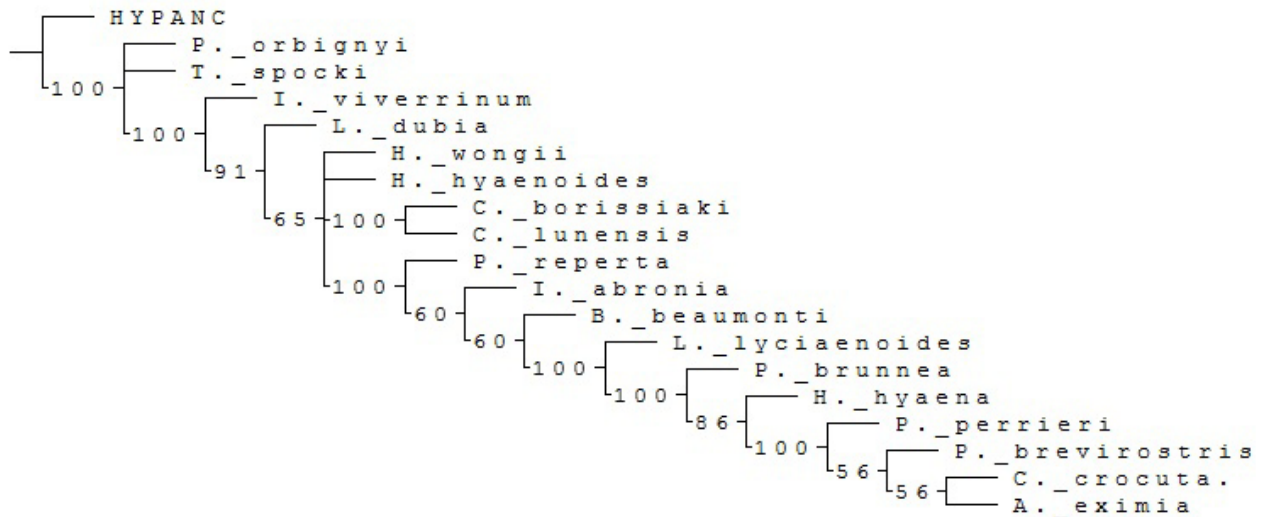


Figura 7.8. Árbol original de Werdelin and Solounias (1991) obtenido al replicar sus datos.

Posteriormente se ha empleado la nueva matriz de datos para la construcción de un árbol filogenético calibrado (Tabla 7.3).

La inclusión de *Viverra tangalunga*, ajena a los hiénidos, a la nueva matriz de datos ha supuesto algunas ventajas. En primer lugar nos ha permitido orientar de nuevo los caracteres, algo necesario en todo análisis filogenético, utilizado a esta especie de vivérrido actual como grupo externo y eliminando de esta forma el hipotético antecesor (HYPANC). En segundo lugar, el hecho de tener a este taxón, un vivérrido que reúne características plesiomórficas próximas a los hiénidos basales, nos ha permitido distinguir los caracteres que definen Hyenidae y el emplazamiento de nuestro ejemplar fósil *Protictitherium crassum*.

A continuación se describen los caracteres utilizados en la matriz de datos.

### 7.3.1. Caracteres

#### Caracteres de la dentición

##### - **Carácter 1: Presencia o ausencia del metacónido en el m1**

0: Presencia, 1: Ausencia

La ausencia de metacónido en el m1 es claramente un carácter derivado. En algunos taxones la presencia/ausencia del metacónido es un carácter polimórfico, como en *Adcrocuta eximia*.

##### - **Carácter 2: Número de cúspides en el talónido del m1.**

0: 3 cúspides presentes en el talónido (condición primitiva).

1: Sólo 2 cúspides presentes en el talónido (especies que han perdido el hipoconúlido o es vestigial, mientras que el hipocónido y el entoconido están presentes).

2: Talónido unicuspidado (Como es el caso de *Crocota* y *Chasmaporthetes*).

Schmidt-Kittler, 1976 y Semenov, 1989 muestran la importancia del desarrollo de las cúspides en el talónido en la evolución temprana de la familia.

- **Carácter 3: Situación de cúspide accesoria anterior del p4**

0: Libre de la cúspide principal, 1: Unida a la cúspide principal (Figura 7.9)

- **Carácter 4: Tamaño de la cúspide accesoria anterior del p4**

0: Grande, 1: Pequeña (Figura 7.9)

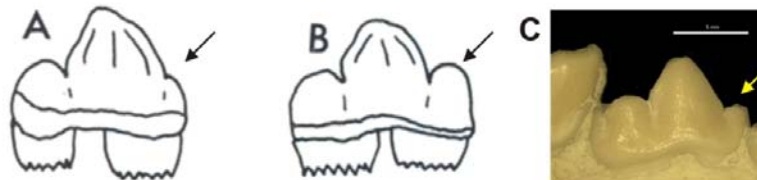


Figura 7.9. Vista bucal p4 mostrando la cúspide accesoria anterior. A. *B. beaumonti*, B. *C. nitidula*, C. *Protictitherium crassum* de Batallones 1. (p4 BAT1'01-C6-146 DER). Modificado Werdelin y Solounias, 1991. No están a escala.

- **Carácter 5: Forma de la cara anterior del p3**

0: Cóncava/recta, 1: Convexa (Figura 7.10)



Figura 7.10. P3 mostrando la cara anterior. A. *B. beaumonti*, B. *I. viverrinum*, C. *Protictitherium crassum* de Batallones 1 (BAT-1'01-C6-146 DER). Modificado Werdelin y Solounias, 1991. No están a escala.

- **Carácter 6: Estado de reducción del tamaño del M1 en proporción al P4.**

Este carácter se muestra en varios pasos, desde 0: que no se reduce con respecto al estado primitivo hasta 6: estado más reducido.

- **Carácter 7: Posición del protocono en el P4**

0: El protocono se encuentra en posición anterior al parastilo.

1: El protocono está aproximadamente al nivel del parastilo.

2: El protocono se encuentra en posición posterior al parastilo.

Según Werdelin y Solounias, 1991, el carácter primitivo es el protocono situado en posición anterior al parastilo, como se puede observar en las hienas más primitivas como *Protictitherium* (Schmidt-Kittler, 1976), *Tungurictis* (Colbert, 1939) y *Plioviverrops* (De Beaumont, 1969 a, De Beaumont and Mein, 1972).

En los P4 observados en los tres yacimientos del Cerro de los Batallones se muestra el protocono ligeramente en posición anterior al parastilo, lo que confirmaría este carácter como 0, como proponen estos autores.

El protocono situado en posición posterior al parastilo es un carácter derivado, que se observa en muy pocos taxones, como *Adcrocuta eximia* y *Leecyaena lycyaenoides* (Werdelin y Solounias, 1991), como se observa en la figura 7.11.

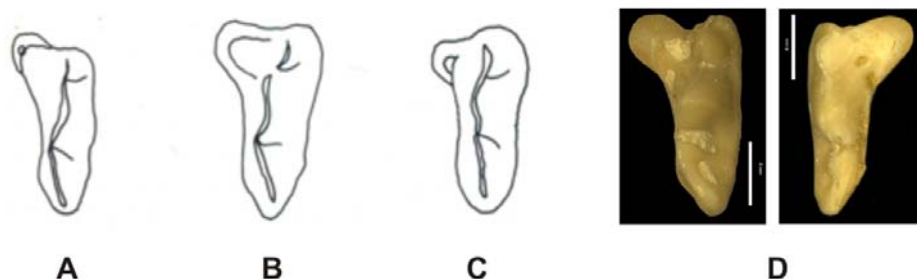


Figura 7.11. Vista oclusal P4. A. *Tungurictis scpoky*. B. *Hyaenictitherium hyaenoides*, C. *Leecyaena lycyaenoides*. D. *Protictitherium crassum* de Batallones 3 y 1. (BAT-3'09-518 IZQ y B-1990 DER). Modificado Werdelin y Solounias, 1991. No están a escala.

- **Carácter 8: Longitud relativa del paracono y metastilo del P4**

0: Metastilo igual o menor en longitud que el paracono.

1: Metastilo más largo que el paracono.

- **Carácter 9: Presencia o ausencia del metacónido en el P1**

0: Presencia, 1: Ausencia

**Caracteres de la mandíbula**

- **Carácter 10: Número de forámenes mentonianos.**

0: Más de un foramen mentoniano, 1: Un foramen mentoniano.

**Caracteres del cráneo**

- **Carácter 11: Forma de la hilera de dientes**

0: Fila de dientes rectos, 1: Fila de dientes curvados o convexos

- **Carácter 12: Situación de las carniceras en la fila de dientes**

0: Carniceras en línea con la fila de dientes, en un ángulo relativo al plano sagital

1: Carniceras paralelas en plano sagital

- **Carácter 13: Posición del foramen infraorbital**

0: Colocado por encima del extremo posterior del P3 o en la unión entre el P3 y el P4

1: Situado encima de la mitad del P3

2: Situado en la mitad anterior del P3

- **Carácter 14: Posición del margen rostral de la órbita**

0: Por encima del extremo anterior del P4, 1: Por encima del P3

- **Carácter 15: Sutura entre el premaxilar y proceso nasal del frontal**

0: Ausente, 1: Presente

- **Carácter 16: Contribución del maxilar al borde rostral del arco cigomático**

0: Pequeña o ninguna

1: El maxilar constituye una parte sustancial del margen rostro-dorsal del arco cigomático.

- **Carácter 17: Forma del basioccipital en vista ventral**  
0: Plana, 1: Crestas laterales bajas y ranura central
  - **Carácter 18: Posición de la sutura premaxilar-maxilar en el paladar**  
0: Cerca de la mitad de la fosa incisiva,  
1: En el margen postero-lateral de la fosa incisiva
  - **Carácter 19: Forma de la sutura yugal-maxilar en vista lateral**  
0: Ángulo, 1: En ángulo hacia abajo caudalmente
  - **Carácter 20: Forma de la cresta nugal**  
0: Inclínada cráneo-caudalmente, 1: Vertical o casi vertical
- A continuación se detalla la matriz de datos final:

| CARACTERES |                                    | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 |
|------------|------------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| TAXON      |                                    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 1          | <i>Hyaenictitherium hyaenoides</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 0 | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| 2          | <i>Lycyaena dubia</i>              | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | 1 | 0 | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | ?  | 0  | ?  | 0  |
| 3          | <i>Ictitherium viverrinum</i>      | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| 4          | <i>Leecyaena lycyaenoides</i>      | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 2 | 1 | 0 | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | ?  | ?  | 0  | ?  | ?  | ?  |
| 5          | <i>Chasmaporthetes lunensis</i>    | 1 | 2 | 0 | 0 | 1 | 3 | 1 | 1 | 0 | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | ?  | 0  | 0  | ?  | 1  |
| 6          | <i>Chasmaporthetes borissiakii</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 3 | 1 | 1 | 0 | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | ?  | ?  | 0  |
| 7          | <i>Palinhyena reperta</i>          | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | ?  | 0  | ?  |
| 8          | <i>Ikelohyaena abronia</i>         | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | ?  | 0  |
| 9          | <i>Adcrocuta eximia</i>            | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 4 | 2 | 1 | 0 | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  |
| 10         | <i>Pliocrocuta perrieri</i>        | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 4 | 1 | 1 | 0 | 1  | 1  | 1  | 2  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  |
| 11         | <i>Pachycrocuta brevirostris</i>   | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 4 | 1 | 1 | 0 | 1  | 1  | 1  | 2  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  |
| 12         | <i>Tungurictis spocki</i>          | ? | ? | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | ?  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | ?  | 0  | ?  | 0  |
| 13         | <i>Belbus beaumonti</i>            | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | ?  | ?  | ?  | 0  |
| 14         | <i>Plioviverrops orbignyi</i>      | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | ?  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | ?  | ?  | ?  | 0  |
| 15         | <i>Parahyaena brunnea</i>          | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 4 | 1 | 1 | 0 | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  |
| 16         | <i>Hyaena hyaena</i>               | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 1  | 1  | 1  | 2  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  |
| 17         | <i>Crocuta crocuta</i>             | 1 | 2 | 1 | 1 | 0 | 6 | 1 | 1 | 1 | 1  | 1  | 1  | 2  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  |
| 18         | <i>Hyaenotherium wongii</i>        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| 19         | <i>Protictitherium crassum</i>     | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  |
| 20         | <i>Viverra zangha</i>              | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  |

Tabla 7.3 Matriz de datos con los caracteres codificados (Modificada de Werdelin y Solounias, 1991)

Las consideraciones para este análisis han sido:

- El método de búsqueda de máxima parsimonia.
- En el análisis los estados de carácter han sido tratados como desordenados.
- Como grupo externo se ha seleccionado un viverrido actual: *Viverra zibethica*.
- Para el análisis se ha estimado el consenso 50 % "Majority rule" de las mejores topologías obtenidas (Figura 7.12) y el consenso estricto (Figura 7.13).
- El método empleado para la búsqueda de árboles es "Tree bisection reconnection" (TBR).

En este método se ha partido de 1000 réplicas y 10 árboles guardados por réplicas, resultando un total de 10.000 árboles. De estos 10.000, se han seleccionado 22 árboles de una longitud de 55 pasos.

El índice de consistencia es 0,41 y el índice de retención 0,62.

Para cada nodo se ha calculado el índice de Bootstrap. Este es el método más utilizado para parsimonia y máxima verosimilitud. Consiste en un remuestreo con reposición en el que se obtiene una matriz remuestreada. De cada una de las matrices resultantes se obtiene un árbol filogenético, contando al final en cuántos de ellos aparece el clado a estudiar. Este proceso se repite varias veces (lo más común es repetirlo 1000 veces). El porcentaje de las veces que aparecen los grupos en todos los árboles comparados se toma como una medida de soporte.

En nuestro caso se ha calculado el índice de Bootstrap estandarizado con un número de réplicas de 1000.

En los árboles se han representado los valores de Bootstrap a partir del 50 %, aunque sólo a partir de 70 % es considerado como un nodo soportado (a valores más altos mayor apoyo).

También hemos calculado el soporte o índice de Bremer. En este caso se estima cuántos pasos extras se necesitan para que un clado particular colapse. El índice de Bremer para un clado es la diferencia de pasos entre:

- El árbol más corto en que el clado en cuestión no aparece y
- El árbol más corto.

El valor mínimo de apoyo es 1. Solo los clados que aparecen en todos los árboles más cortos tendrán un valor mayor a 0. A mayores valores mayor soporte de los clados. Los valores del índice de Bremer son absolutos. No están escalados.

### 7.3.2. Resultados

Como conclusión podemos decir que la inclusión de 2 taxones nuevos y un carácter más en la matriz de datos de Werdelin y Solounias (1991) ha tenido como resultado la obtención de 22 árboles filogenéticos. Los árboles filogenéticos recuperados son hipótesis filogenéticas que exploran las relaciones de parentesco entre los taxones analizados. En nuestro caso, la búsqueda filogenética encontró dos posibles posiciones igualmente parsimoniosas para *Protictitherium crassum*:

- Árbol filogenético de consenso 50 % “Majority rule” (Figura 7.12).
- Árbol filogenético de Consenso estricto (Figura 7.13).

La posición filogenética de *Protictitherium crassum* es la del taxón más primitivo de los Hyaenidae, tal y como proponen varios autores (Werdelin y Solounias (1991) y como muestra nuestra hipótesis.

*Protictitherium crassum* aparece asociado tanto en el árbol filogenético de consenso 50 % “Majority rule” como en el de consenso estricto (Figura 7.12 y 7.13) al clado formado por *Plioviverrops* y *Tungurictis*. Ambos géneros se situaban también en la base de los árboles realizado por Werdelin y Solounias (1991).

Los resultados obtenidos muestran a *P. crassum* en la base del cladograma de los hiénidos, teniendo como grupo hermano a un clado que incluye a *Plioviverrops orbigny* y *Tungurictis spocki*. *P. orbigny* (MN 10-12) es un hiénido que presenta un conjunto de caracteres primitivos (premolaes pequeños y un M1 alargado con un trigónido muy bajo y un metacónido alto), mientras que *T. spocki* (MN 8) comparte autapomorfías que, como hemos mencionado anteriormente en el capítulo de sistemática, se podría atribuir a *Protictitherium* en función de los caracteres de la bulla timpánica. Los resultados de este análisis filogenético concluyen que *Protictitherium crassum* es un miembro primitivo de la familia Hyaenidae que comparte algunas de las autapomorfías que definen el grupo.

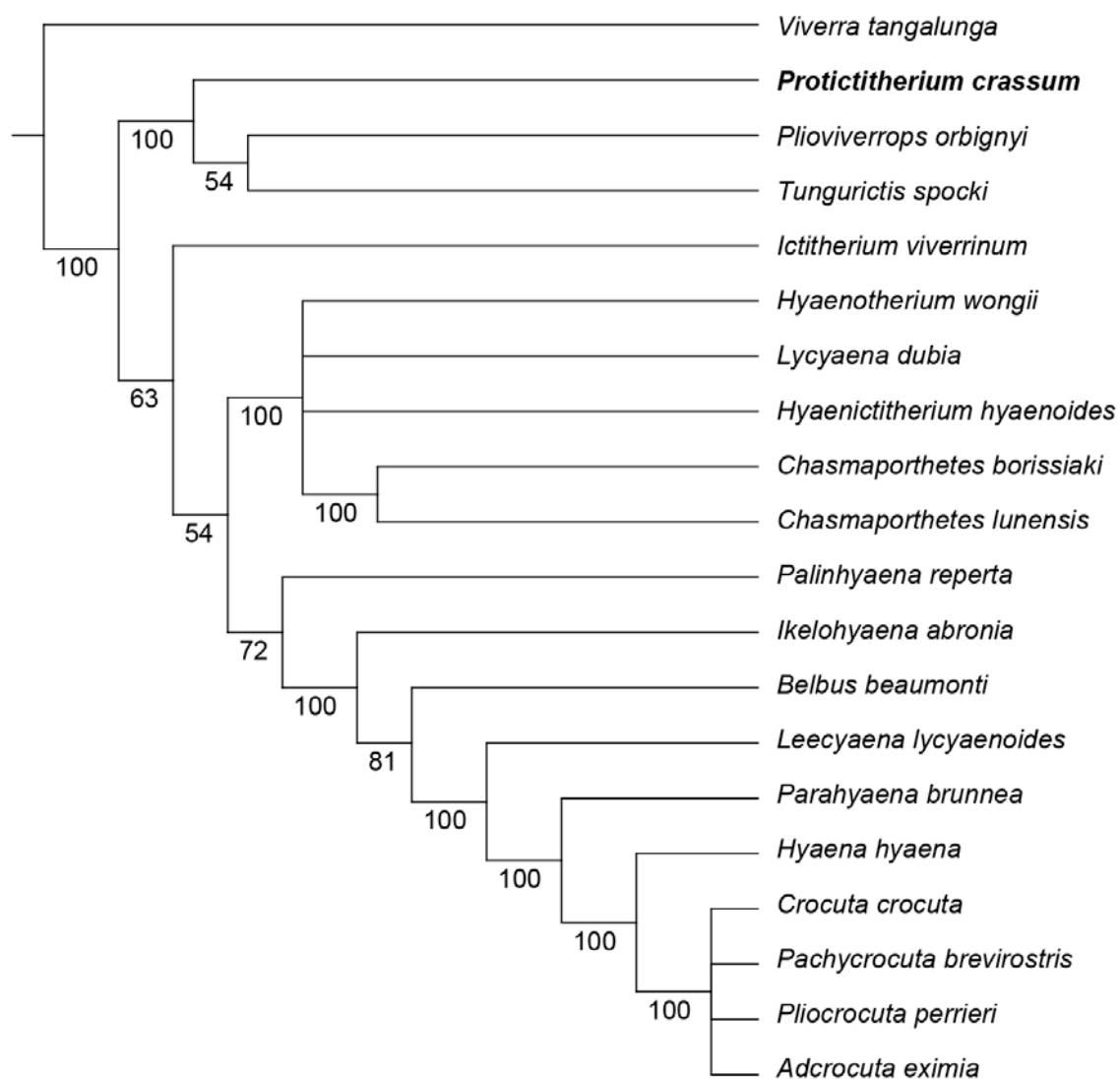


Figura 7.12. ÁRBOL FILOGENÉTICO de consenso 50 % "Majority rule".



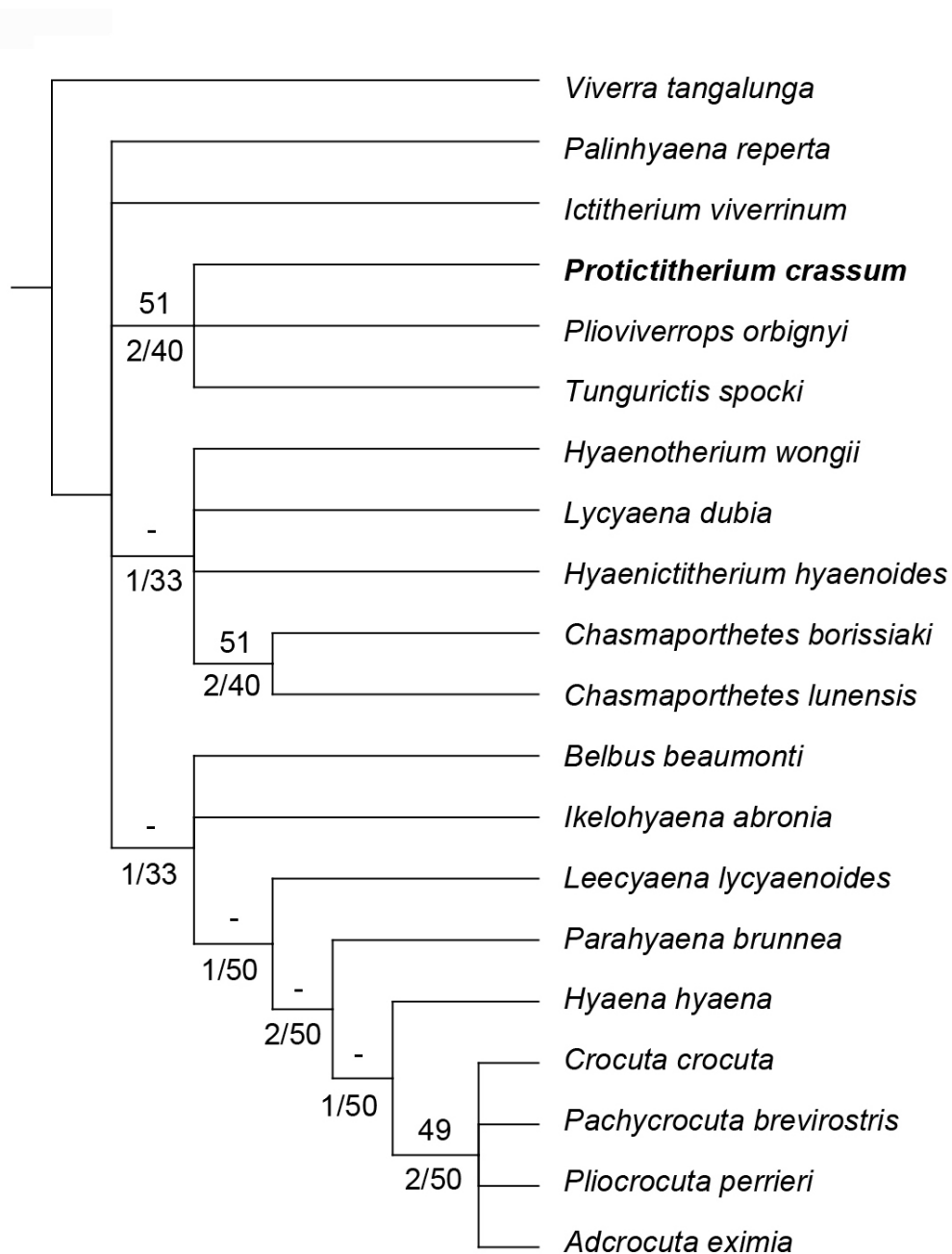


Figura 7.13. ÁRBOL FILOGENÉTICO de consenso estricto con el índice de Bootstrap y Bremer.

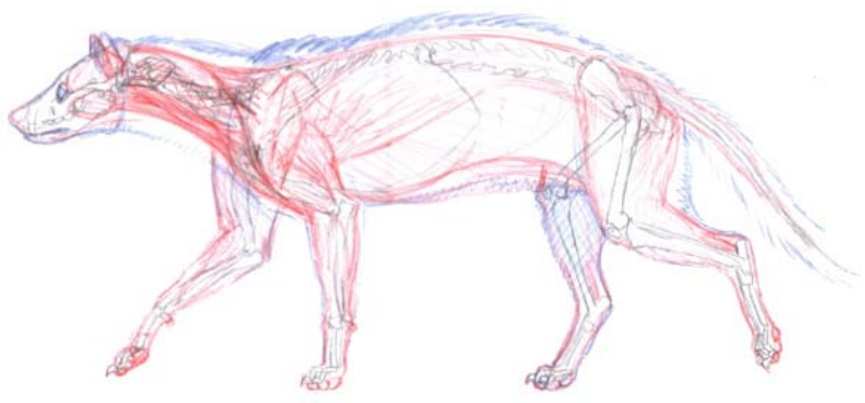
Índice de Bootstrap. Indica la proporción de árboles en los que aparece este nodo. Corresponde al número situado por encima de las líneas.

Índice de Bremer. Corresponde al número situado por debajo de las líneas. El primer número indica el Bremer absoluto y el segundo el relativo.

#### 7.4. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Beaumont, G. De. 1967.** Observations sur les Herpestinae (Viverridae, Carnivora) de l'Oligocene superieur avec quelques remarques sur des Hyaenidae du Neogene. *Archives des Sciences*, Geneve, 20:79-108.
- Beaumont, G. De. 1969.** Breves remarques sur Plioviverrops Kretzoi (Carnivora). *Bulletin des Laboratoires de Geologie, Mineralogie, Geophysique et du Musee geologique de l'Universite de Lausanne*, 180:1-7.
- Beaumont, G. De. y Mein, P. 1972.** Recherches sur le genre Plioviverrops Kretzoi (Carnivora, Hyaenidae). *Comptes Rendus des Séances, SPHN Genève*, NS, 605(25): 383-394.
- Colbert, E.H. 1939.** Carnivora of the Tung Gur Formation of Mongolia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 76: 47-81.
- Gregory, W.K. y Hellman, H. 1939.** On the evolution and major classification of the civets (Viverridae) and allied fossil and recent Carnivora; a phylogenetic study of the skull and dentition. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 81: 309-92.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S. y Nixon, K.C. 2008.** TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24: 774-786.
- Hunt, R.M., Jr. 1987.** Evolution of the aeluroid Carnivora: significance of auditory structure in the nimravid cat Dinictis. *American Museum Novitates*: 1-74.
- Hunt, R. M., Jr. 1991.** Evolution of the aeluroid Carnivora: viverrid affinities of the Miocene carnivoran Herpestides. *American Museum Novitates*: 1-34.
- Morales, J., Pickford, M., Soria, D. y Fraile, S. 1998.** New carnivores from the basal Middle Miocene of Arrisdrift, Namibia. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 91: 27-40
- Morales, J., Pickford, M., Salesa, M.J., Soria, D. y Fraile, S. 2003.** Creodonta and Carnivora from Arrisdrift, early Middle Miocene of southern Namibia. *Geological Survey of Namibia Memoir*, 19: 177-194.
- Morales, J., Pickford, M. y Salesa, M.J. 2008.** Creodonta and Carnivora from the Early Miocene of the Northern Sperrgebiet, Namibia. *Geological Survey of Namibia Memoir*, 20: 291-310.
- Morales, J., Pozo, M., Silva, P.G., Domingo, M.S., López-Antoñanzas, R., Álvarez-Sierra, M.A., Antón, M., Martín-Escorza, C., Quirarte, V., Salesa, M.J., Sánchez, I.M., Azanza, B., Calvo, J.P., Carrasco, P., García-Paredes, I., Knoll, F., Hernández-Fernández, M., van der Hoek Ostende, L., Merino, L., van der Meulen, J.A., Montoya, P., Peigné, S., Peláez-Campomanes, P., Sánchez-Marco, A., Turner, A., Abella, J., Alcalde, G.M., Andrés, M., De Miguel, D., Cantalapiedra, J.L., Fraile, S., García Yelo, B.A., Gómez Cano, A.R., López Guerrero, P., Oliver Pérez, A. y Siliceo, G. 2008.** El sistema de yacimientos de

- mamíferos miocenos del Cerro de los Batallones, Cuenca de Madrid: Estado actual y perspectivas. *Paleontologica Nova*, SEPAZ, 8: 41–117.
- Schmidt-Kittler, N. 1976.** The Carnivora (Fissipedia) from the lower Miocene of East Africa. *Palaeontographica* A197: 85-126.
- Schmidt-Kittler, N. 1987.** Raubtiere aus dem Jungtertilir Kleinasiens. *Palaeontographica* A155: 1-131.
- Semenov, Y.A. 1989.** Ictitheres and morphologically similar hyaenas from the Neogene of the USSR. Naukova dumka, Kiev, 180 pp.
- Soria, D. 1979.** Hiénidos fósiles de España: Revisión de la Familia Hyaeniade del Neógeno superior y Pleistoceno inferior. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, España. 303 pp.
- Werdelin, L. y Solounias, N. 1991.** The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution. *Fossils and Strata*, 30: 1-104.
- Yoder, A. D., Burns, M.M., Zehr, S., Delefosse, T., Veron, G., Goodman, S.M. y Flynn, J.J. 2003.** Single origin of Malagasy Carnivora from an African ancestor. *Nature* 421(6924): 734-737.



*Boceto de Protictitherium crassum realizado por Mauricio Antón*

## PALEOBIOLOGÍA



## 8. PALEOBIOLOGÍA

---

### 8.1. ESTIMACIÓN DE LA MASA CORPORAL

En este capítulo se ha realizado la estimación de la masa corporal de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones siguiendo metodologías distintas de varios autores.

Estas metodologías se basan en utilizar medidas de los huesos fósiles para sustituir con ellos los valores de rectas de regresión obtenidas a partir de ejemplares actuales, cuyos pesos y dimensiones de los huesos se conocen. Así, se realiza una estimación directa de la masa corporal a partir de determinadas medidas.

A la hora de seleccionar la forma de calcular la masa corporal se han tenido en cuenta aquellos estudios basados especialmente en carnívoros. Hay que señalar que la mayoría de los trabajos no incluyen a los hiénidos en sus bases de datos.

Para este estudio hemos utilizado fórmulas alométricas basadas en mediciones morfométricas realizadas sobre la dentición y el cráneo, y las establecidas con elementos del postcraneal. Para obtener una mejor estimación de la masa se ha calculado la media de las muestras de las medidas obtenidas para *Protictitherium crassum* de los yacimientos del Cerro de los Batallones.

A continuación se detallan las distintas metodologías empleadas por distintos autores para la estimación de la masa corporal de *Protictitherium crassum*.

1. Metodología empleada por Thackeray, J.F. y Kieser, J. A., 1992.
2. Metodología empleada por Van Valkenburgh, B., 1990.
3. Metodología empleada por Figueirido, B.; Pérez-Claros, J. A.; Hunt, R. M. Jr. y Palmqvist, P., 2011.

#### 8.1.1. Metodología empleada por Thackeray, J.F. y Kieser, J. A., 1992.

En este trabajo estiman la masa corporal basándose en la longitud del m1, transformada en logaritmo. Proponen dos ecuaciones para estimar la masa corporal de los carnívoros fósiles. La primera de ellas se debe utilizar para félidos y la segunda para hiénidos y cánidos, nosotros hemos aplicado esta última fórmula.

Para comparar utilizan una base de datos de cánidos, hiénidos y félidos actuales del sur de África.

La fórmula utilizada es: **Log mean body mass (kg) = 3,42 Log m1 - 3,33**

(r = 0,96)

Se utiliza una ecuación para cánidos e hiénidos basada en una distribución lineal.

La masa corporal de *Protictitherium crassum* obtenida mediante la medida de la longitud del m1 ha dado como resultado un valor de media de 3.58 Kg para BAT-1 (siendo el valor del peso mayor 4.933 Kg y el menor de 2.292 Kg) y 2.76 Kg. para BAT-3 (3.619 Kg-2.037 Kg) (Tabla 8.1).

| SIGLA                | YACIMIENTO | L m1   | BM kg |
|----------------------|------------|--------|-------|
| B-279                | BAT-1      | 14,17  | 4.052 |
| B-287 (12)           | BAT-1      | 12,642 | 2.741 |
| B-460                | BAT-1      | 14,163 | 4.045 |
| B-1449               | BAT-1      | 12,836 | 2.889 |
| B-1977               | BAT-1      | 13,618 | 3.536 |
| B-2187               | BAT-1      | 14,723 | 4.618 |
| B-2378               | BAT-1      | 13,323 | 3.281 |
| B-2805               | BAT-1      | 12,656 | 2.753 |
| B-2806               | BAT-1      | 15,009 | 4.933 |
| B-5423               | BAT-1      | 11,996 | 2.292 |
| BAT-1'01-C6-146      | BAT-1      | 13,539 | 3.467 |
| BAT-1'02-D5-85       | BAT-1      | 14,6   | 4.488 |
| BAT-1'02-D6-100      | BAT-1      | 13,475 | 3.411 |
| BAT-1'04-C4-54       | BAT-1      | 14,342 | 4.222 |
| BAT-1'08-C3-101      | BAT-1      | 12,86  | 2.908 |
| B-2957 BLOQUE 3      | BAT-1      | 13,811 | 3.711 |
| BAT-3 s.s            | BAT-3      | 13,71  | 3.619 |
| BAT-3'05-298-349-431 | BAT-3      | 12,79  | 2.854 |
| BAT-3'05-687         | BAT-3      | 12,64  | 2.741 |
| BAT-3'06-598         | BAT-3      | 13,25  | 3.220 |
| BAT-3'11-835         | BAT-3      | 11,85  | 2.198 |
| BAT-3'11-897         | BAT-3      | 11,59  | 2.037 |
| BAT-3'11-2616        | BAT-3      | 12,49  | 2.631 |

|        |             |             |
|--------|-------------|-------------|
|        | BAT-1       | BAT-3       |
| MEDIAS | <b>3.58</b> | <b>2.76</b> |

Tabla 8.1. Estimación de la masa corporal de *Protictitherium crassum* de Batallones-1 y Batallones-3 basada en la longitud del m1 (Thackeray y Kieser, 1992).

### 8.1.2. Metodología empleada por Van Valkenburgh, B., 1990.

En este trabajo la autora propone para la estimación de la masa corporal de los carnívoros fósiles la toma de medidas del cráneo y la dentición, ya que son estos

elementos anatómicos los que se localizan con mayor facilidad en los yacimientos fósiles.

Se parte de una muestra de 72 especies y 7 familias (Úrsidos, prociónidos, mustélidos, vivérridos, hiénidos, félidos y dasiúridos).

Utiliza varias medidas: la primera de ellas es la longitud desde los cóndilos occipitales hasta la órbita (OOL) del cráneo, la segunda la longitud total del cráneo (SKL) y la tercera, la longitud del m1 (m1L).

Nosotros para estimar la masa corporal de *Protictitherium crassum* hemos utilizado las dos últimas medidas.

#### 8.1.2.1. Longitud total del cráneo

La fórmula utilizada es:  $\log (BM) = 2.86 \log (SKL) - 5.21$ .

El porcentaje de predicción de error, P.E=21 %

La masa corporal de *Protictitherium crassum* obtenida mediante la medida de la longitud del cráneo ha dado como resultado un valor de media de 8.24 Kg (siendo el valor del peso mayor 11.102 Kg y el menor 6.047 Kg) para BAT-1 y 5.36 Kg (7.645-4.091 Kg) para BAT- 3 (Tabla 8.2).

| SIGLA           | YACIMIENTO | SKL    | log SKL | log BM | BM (Kg) |
|-----------------|------------|--------|---------|--------|---------|
| B-1990          | BAT-1      | 128,73 | 2.109   | 0.823  | 6.663   |
| B-2544          | BAT-1      | 147,32 | 2.168   | 0.991  | 9.800   |
| B-2776          | BAT-1      | 137,05 | 2.136   | 0.901  | 7.970   |
| B-2800          | BAT-1      | 142,34 | 2.153   | 0.948  | 8.882   |
| B-2801          | BAT-1      | 146,34 | 2.165   | 0.982  | 9.614   |
| B-2802          | BAT-1      | 138,19 | 2.140   | 0.911  | 8.161   |
| B-2803          | BAT-1      | 124,44 | 2.094   | 0.781  | 6.047   |
| B-2804          | BAT-1      | 131,47 | 2.118   | 0.849  | 7.076   |
| B-2889          | BAT-1      | 137,24 | 2.137   | 0.903  | 8.001   |
| B-5460          | BAT-1      | 143,31 | 2.156   | 0.956  | 9.056   |
| BAT-1'02-E6-203 | BAT-1      | 139,38 | 2.144   | 0.922  | 8.363   |
| BAT-1'03-D6-77  | BAT-1      | 133,24 | 2.124   | 0.866  | 7.352   |
| BAT-1'04-D7-31  | BAT-1      | 132,64 | 2.122   | 0.860  | 7.258   |
| BAT-1'06-D4-1   | BAT-1      | 153,89 | 2.187   | 1.045  | 11.102  |
| BAT-3'09-1531   | BAT-3      | 117,2  | 2.068   | 0.707  | 5.094   |
| BAT-3'11-1750   | BAT-3      | 126,3  | 2.101   | 0.800  | 6.309   |
| BAT-3'12-2210   | BAT-3      | 135,07 | 2.130   | 0.883  | 7.645   |
| BAT-3'13-368    | BAT-3      | 110,1  | 2.041   | 0.629  | 4.261   |
| BAT-3'13-631    | BAT-3      | 114,23 | 2.057   | 0.675  | 4.734   |
| BAT-3'13-1261   | BAT-3      | 108,55 | 2.035   | 0.611  | 4.091   |

|        |       |       |
|--------|-------|-------|
|        | BAT-1 | BAT-3 |
| MEDIAS | 8.24  | 5.36  |

Tabla 8.2. Estimación de la masa corporal de *Protictitherium crassum* de Batallones-1 y Batallones-3 basada en la longitud total del cráneo (Valkenburgh, 1990).



### 8.1.2.2. Longitud del m1

La fórmula utilizada es:  $\log (BM) = 1.82\log (Lm1) - 1.22$

El porcentaje de predicción de error E=27 %

La masa corporal de *Protictitherium crassum* obtenida mediante la medida de la longitud del m1 ha dado como resultado un valor de media de 7 Kg (8.336-5.544 Kg) para BAT-1 y 6.09 Kg (7.069-5.207 Kg) para BAT-3 (Tabla 8.3).

| SIGLA                | YACIMIENTO | log BM | BM (Kg) |
|----------------------|------------|--------|---------|
| B-279                | BAT-1      | 0.875  | 7.507   |
| B-287 (12)           | BAT-1      | 0.785  | 6.099   |
| B-460                | BAT-1      | 0.8751 | 7.500   |
| B-1449               | BAT-1      | 0.797  | 6.271   |
| B-1977               | BAT-1      | 0.844  | 6.983   |
| B-2187               | BAT-1      | 0.905  | 8.048   |
| B-2378               | BAT-1      | 0.826  | 6.710   |
| B-2805               | BAT-1      | 0.786  | 6.111   |
| B-2806               | BAT-1      | 0.920  | 8.336   |
| B-5423               | BAT-1      | 0.743  | 5.544   |
| BAT-1'01-C6-146      | BAT-1      | 0.839  | 6.910   |
| BAT-1'02-D5-85       | BAT-1      | 0.899  | 7.927   |
| BAT-1'02-D6-100      | BAT-1      | 0.835  | 6.850   |
| BAT-1'04-C4-54       | BAT-1      | 0.885  | 7.674   |
| BAT-1'08-C3-101      | BAT-1      | 0.798  | 6.292   |
| B-2957 BLOQUE 3      | BAT-1      | 0.855  | 7.161   |
| BAT-3 s.s            | BAT-3      | 0.849  | 7.069   |
| BAT-3'05-298-349-431 | BAT-3      | 0.794  | 6.230   |
| BAT-3'05-687         | BAT-3      | 0.7851 | 6.097   |
| BAT-3'06-598         | BAT-3      | 0.822  | 6.644   |
| BAT-3'11-835         | BAT-3      | 0.734  | 5.422   |
| BAT-3'11-897         | BAT-3      | 0.716  | 5.207   |
| BAT-3'11-2616        | BAT-3      | 0.775  | 5.966   |

|        |          |             |
|--------|----------|-------------|
|        | BAT-1    | BAT-3       |
| MEDIAS | <b>7</b> | <b>6.09</b> |

Tabla 8.3. Estimación de la masa corporal de *Protictitherium crassum* de Batallones-1 y Batallones-3 basada en la longitud del m1 (Valkenburgh, 1990).

### 8.1.3. Metodología empleada por Figueirido, B.; Pérez-Claros, J. A.; Hunt, R. M. Jr. y Palmqvist, P., 2011.

Se basan en medidas del cráneo, mandíbula, dentición y elementos del postcraneal. Utilizan estas medidas para predecir la masa corporal de la familia de

carnívoros extinguida anficiónidos, basándose en una base de datos actuales de cánidos y úrsidos. Este trabajo es muy útil para inferir pesos corporales de canidos, úrsidos, anficiónidos, y hemiciónidos fósiles, pero hay que señalar que no será tan preciso para aquellos carnívoros cuyo esqueleto postcraneal no se ajusta a estos modelos actuales, como es el caso de *Protictitherium crassum*, por lo tanto se aplica esta metodología con cierta precaución.

Según estos autores las dimensiones de los elementos del esqueleto apendicular y particularmente los diámetros de sus diáfisis, están mejor correlacionados con la masa corporal, porque soportan el peso del animal (ej. Ruff *et al.*, 1989; Fortelius, 1990; Scott, 1990; Anyonge, 1993). Además, sugieren que las ecuaciones de regresión derivadas de los huesos largos distales de las extremidades son peores predictores de la masa corporal que las que se ajustan con los huesos más proximales (como el húmero y el fémur). Esto podría deberse a que los huesos más distales de las extremidades están más correlacionados con las adaptaciones del aparato locomotor y / o técnicas de caza (Ej. Anyonge 1993, 1996; Figueirido *et al.*, 2011). Sin embargo, también puede reflejar el hecho que las extremidades distales se componen de dos huesos que soportan conjuntamente el peso del animal, mientras que las proximales se componen de un solo hueso (Meachen-Samuels y Van Valkenburgh, 2009; Figueirido *et al.*, 2011).

Por este motivo, nosotros para este estudio vamos a utilizar medidas fundamentadas en los dos huesos largos proximales de las extremidades: el fémur y el húmero (Figura 8.1).

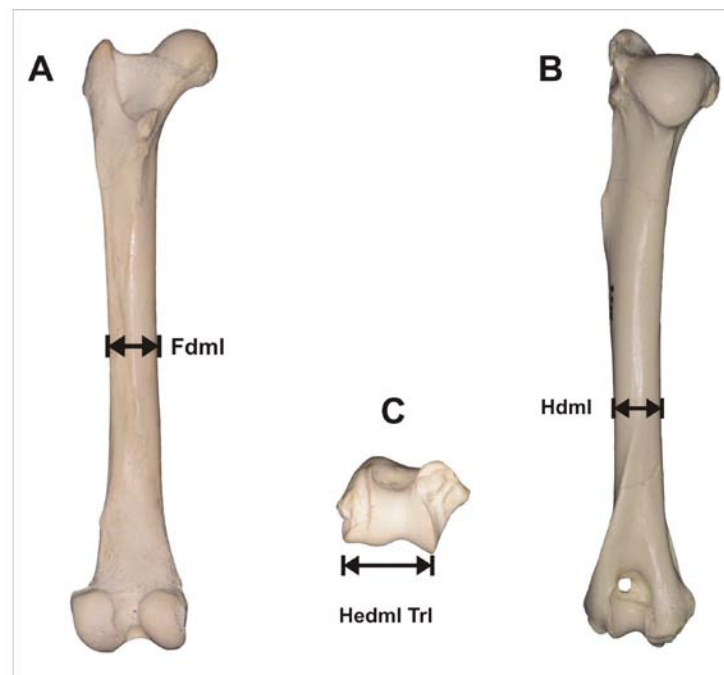


Figura 8.1. Medidas utilizadas en los análisis de regresión para el cálculo de la masa corporal de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones siguiendo metodología de Figueirido *et al.*, (2011).

A. Fémur; B y C. Húmero y epífisis distal del húmero.

#### 8.1.3.1. Medidas del fémur

En primer lugar se ha utilizado la medida de la anchura medio-lateral del fémur en la mitad de la diáfisis (Fdml) (Figura 8.1).

El porcentaje de predicción de error %PE=14,06.

La fórmula utilizada por los autores es:

$$\text{Log10 (BM)} = -1.742 (\pm 0.310) + 2.659 (\pm 0.249) \times \text{Log10 (Fdml)}$$

Se han calculado valores medios para cada individuo, sin utilizar los valores marcados con paréntesis, que nos indicarían los valores extremos predictivos.

Según Figueirido *et al.*, 2011, esta medida muestra una mejor correlación con la masa corporal que cualquier otra medida de los huesos largos o el cráneo.

La masa corporal de *Protictitherium crassum* obtenida mediante la medida de la anchura medio-lateral del fémur en la mitad de la diáfisis ha dado como resultado un valor de media de 6.37 Kg (9.333- 4.413 Kg) para BAT-1 y 6.13 Kg (7.977- 4.281 kg) para BAT-3. (Tabla 8.4).

#### 8.1.3.2. Medidas del húmero

En segundo lugar se ha utilizado las medidas del húmero. Estas medidas corresponden al diámetro medio lateral del húmero tomada al 35 % de la diáfisis (Hdml35 %) y al diámetro medio-lateral de la tróclea del húmero (Hedml.TrL) (Figura 8.1).

El porcentaje de predicción de error %PE=14,20

La fórmula utilizada por los autores es:

$$\text{Log10 (BM)} = -1.874 (\pm 0.096) + [1.400 (\pm 0.337) \times \text{Log10 (HedmlTrcl)}] + [1.061 (\pm 0.402) \times \text{Log10 (Hdml35\%)}].$$

En este caso, como con el fémur, se han calculado valores medios para cada individuo, sin utilizar los valores marcados con paréntesis, que nos indicarían los valores extremos predictivos.

La masa corporal de *Protictitherium crassum* obtenida mediante las medidas del húmero ha dado como resultado un valor de media de 3.65 Kg (5.177-2.8 Kg) para BAT-1 y 3.52 Kg (3.91-3.127 Kg) para BAT-3 (Tabla 8.5).

| SIGLA Fémur         | YACIMIENTO | Fdml  | BM (kg) |
|---------------------|------------|-------|---------|
| B-31319             | BAT-1      | 10,47 | 9.333   |
| B-2604              | BAT-1      | 10,31 | 8.958   |
| B-95 (3)            | BAT-1      | 9,39  | 6.987   |
| BAT-1'04-66-D6<br>a | BAT-1      | 8,3   | 5.033   |
| B-1715              | BAT-1      | 9,09  | 6.409   |
| B-2808              | BAT-1      | 7,87  | 4.369   |
| BAT-1'05-E4-<br>205 | BAT-1      | 7,81  | 4.281   |
| B-94                | BAT-1      | 9,11  | 6.447   |
| B-2053              | BAT-1      | 7,9   | 4.413   |
| B-5257-2            | BAT-1      | 8,59  | 5.514   |
| BAT-1'01-E7-3       | BAT-1      | 10,02 | 8.304   |
| BAT-3'08-969        | BAT-3      | 9,87  | 7.977   |
| BAT-3'09-1238       | BAT-3      | 9,44  | 7.086   |
| BAT-3'13-2055       | BAT-3      | 7,97  | 4.518   |
| BAT-3'12-2773       | BAT-3      | 7,9   | 4.413   |
| BAT-3'10-669        | BAT-3      | 9,22  | 6.656   |

|        |             |             |
|--------|-------------|-------------|
|        | BAT-1       | BAT-3       |
| MEDIAS | <b>6.37</b> | <b>6.13</b> |

Tabla 8.4. Estimación de la masa corporal de *Protictitherium crassum* de Batallones-1 y Batallones-3 basada en la medida de la anchura medio-lateral del fémur en la mitad de la diáfisis, (Figueirido *et al.*, 2011).

| SIGLA           | YACIMIENTO | Hedml Trl | Hdml 35% | BM (kg) |
|-----------------|------------|-----------|----------|---------|
| B/S-2873        | BAT-1      | 13,38     | 6,2      | 3.441   |
| B-700           | BAT-1      | 11,4      | 6,82     | 3.087   |
| B-2525(50)      | BAT-1      | 16,13     | 6,93     | 5.177   |
| B-2814          | BAT-1      | 14,19     | 7,5      | 4.647   |
| B-2871          | BAT-1      | 11,96     | 5,83     | 2.800   |
| BAT-1'03-D5-60a | BAT-1      | 13,55     | 7,43     | 4.31    |
| BAT-1'02-E6-210 | BAT-1      | 13,77     | 7,08     | 4.191   |
| BAT-1'04-E4-199 | BAT-1      | 12,11     | 6,76     | 3.334   |
| B-237           | BAT-1      | 14,94     | 6,29     | 4.144   |
| BAT-1'02-D6-114 | BAT-1      | 14,42     | 7,51     | 4.759   |
| BAT-1'04-C4-21  | BAT-1      | 13,95     | 7,53     | 4.557   |
| BAT-3'11-315    | BAT-3      | 12,91     | 5,85     | 3.127   |
| BAT-3'12-56     | BAT-3      | 13,16     | 7,04     | 3.910   |

|        |             |             |
|--------|-------------|-------------|
|        | BAT-1       | BAT-3       |
| MEDIAS | <b>3.65</b> | <b>3.52</b> |

Tabla 8.5. Estimación de la masa corporal de *Protictitherium crassum* de Batallones-1 y Batallones-3 basada en la medida del húmero (Figueirido *et al.*, 2011).

#### 8.1.4. Resultados

Los distintos valores obtenidos para el peso corporal de *Protictitherium crassum* de los yacimientos Batallones-1 y Batallones-3 difieren mucho dependiendo de la metodología utilizada.

Hay que señalar, como se mencionó anteriormente, que los valores alcanzados para la masa corporal corresponden a la media.

La estimación de la masa corporal obtenida mediante la medida de la longitud del m1 basándonos en el trabajo de Thackeray y Kieser (1992) ha dado como resultado valores de peso muy bajos (3.58 Kg para BAT-1 y 2.76 Kg. para BAT-3) (Tabla 8.1). En cambio, utilizando el mismo tipo de medida, pero aplicando la ecuación de Van Valkenburgh (1990), los valores resultantes (7 Kg para BAT-1 y 6.09 Kg para BAT-3) (Tabla 8.3) han sido mucho mayores, y posiblemente se ajusten más a la realidad. Teniendo en cuenta la talla de los huesos de *Protictitherium crassum*, estos valores de masa corporal se corresponde mas a carnívoros actuales de talla semejante, como por ejemplo el zorro rojo (*Vulpes vulpes*), que a los carnívoros mucho menores de 2-4 Kg como el meloncillo (*Herpestes ichneumon*) (3.25) o la gineta (*Genetta genetta*) (1.98) (Wilson y Mittermeier, 2009) como sugieren los resultados obtenidos con la estimación de Thackeray y Kieser, (1992).

Al emplear otra medida que Van Valkenburgh (1990) sugiere en su publicación, la longitud del cráneo, se obtienen valores similares aunque varían un poco (8.24 Kg para BAT-1 y 5.36 Kg para BAT-3) (Tabla 8.2). En este caso, es mayor la diferencia de peso entre Batallones-1 y 3.

En cuanto a los resultados obtenidos aplicando las ecuaciones de Figueirido y colaboradores (2011), y utilizando medidas en huesos de postcraneal como el fémur y el húmero, hay que señalar que son completamente diferentes. Según estos autores la mejor estimación de la masa corporal probablemente sea la derivada de la medida del fémur (anchura medio-lateral de la diáfisis del fémur), ya que es una ecuación que incorpora una sola variable. En este caso, y a diferencia de los anteriormente mencionados, los valores obtenidos entre Batallones-1 y Batallones-3 para *Protictitherium crassum* han sido muy parecidos (6.37 Kg para BAT-1 y 6.13 Kg. para BAT-3) (Tabla 8.4). En cambio, los resultados alcanzados basándonos en las medidas de húmero seguramente sean muy bajos (3.65 Kg para BAT-1 y 3.52 Kg para BAT-3) (Tabla 8.5). Y como en el caso anterior, los valores son similares entre los dos yacimientos de Batallones-1 y Batallones-3.

Como conclusión señalar que al utilizar medidas en huesos del esqueleto postcraneal, los pesos inferidos para las poblaciones de *Protictitherium crassum* de los yacimientos Batallones-1 y Batallones-3 son similares (Tabla 8.4 y 8.5), no existiendo

una diferencia de masa corporal marcada (aproximadamente el 13%), como ocurre cuando aplicamos las ecuaciones en medidas del cráneo y dentición (m1) (Tablas 8.1, 8.2 y 8.3). En general existe una relación de menor peso en la población de *Protictitherium crassum* del yacimiento de Batallones-3 que en la de Batallones-1.

No podemos confirmar qué metodología es mejor para la estimación de la masa corporal en *Protictitherium crassum* de los yacimientos del Cerro de los Batallones, aunque probablemente las derivadas de la medida de la longitud del m1 basándonos en el trabajo de Thackeray y Kieser (1992) y la medida del húmero aplicando las ecuaciones de Figueirido y colaboradores (2011), no sean las más acertadas.

Por tanto, siguiendo a Van Valkenburgh (1990) y utilizando medidas del cráneo y la dentición (como son la longitud total del cráneo (SKL) y la longitud del m1 (m1L)) y a Figueirido y colaboradores (2011), utilizando medidas del fémur (como la anchura medio-lateral del fémur en la mitad de la diáfisis (Fdml)), la masa corporal inferida de *Protictitherium crassum* se encontraría en unos valores de entre 8-6 Kg. Estos valores son próximos al de los cánidos actuales como el chacal del lomo negro (*Canis mesomelas*) con un peso corporal medio de 8.5 Kg y el zorro rojo (*Vulpes vulpes*) con peso corporal medio 7 Kg (Wilson y Mittermeier, 2009).

## 8.2. PROPORCIONES CORPORALES

El análisis de las proporciones corporales en los carnívoros aporta información sobre aspectos de su biología y ecología, como el modo de locomoción o el método de caza (Gonyea, 1976a, 1976b; Anyonge, 1996).

El método más común para su estudio consiste en el cálculo y la comparación de diversos índices que relacionan la longitud de los segmentos proximal y distal de cada extremidad y la longitud de ambas extremidades entre sí. Los índices más utilizados son el índice braquial (radio-humeral), el índice crural (tibio-femoral) e índice intermembral (Davis 1964; Gonyea 1976a, 1976b; Taylor 1976; Anyonge 1996; Iwaniuk *et al.* 1999).

Los dos primeros índices proporcionan una información sobre el alargamiento de las extremidades anteriores y posteriores y, por tanto, sobre las capacidades cursoriales de una especie concreta. Los índices cercanos a 100 indican que el radio y/o la tibia son muy similares en longitud a los respectivos húmero y fémur y por encima de 100 que superan la longitud de éstos, tal y como se observa en cánidos.

Anyonge (1996) propone que los índices braquial y crural permiten diferenciar entre carnívoros cursoriales, con índices altos, y carnívoros con un tipo de locomoción no especializada denominada “ambulátil” o cazadores al acecho, ambos con índices más bajos, aunque entre estos dos últimos no es posible diferenciar claramente.

A la hora de utilizar estos índices hay que señalar que los huesos del esqueleto postcraneal estudiados tienen que estar asociados, es decir, tienen que pertenecer al mismo individuo.

Las fórmulas de estos tres índices se muestran en la tabla 8.6, y los resultados para diferentes grupos de carnívoros en las tablas 8.7.

| INDICE                                 | FÓRMULA  |
|--|--|
| <b>Índice Braquial</b> (Radio-humeral) | $(L \text{ Radio} / L \text{ Húmero}) * 100$                 |
| <b>Índice Crural</b> (Tibio-femoral)   | $(L \text{ Tibia} / L \text{ Fémur}) * 100$                  |
| <b>Índice Intermembral</b>             | $(L \text{ Extr. Torácica} / L \text{ Extr. Pélvica}) * 100$ |

L Extr. Torácica= L Húmero + L Radio

L Extr. Pélvica= L Fémur + L Tibia

Tabla 8.6. Fórmulas utilizadas para el cálculo de los índices relativos a las proporciones corporales.

| ESPECIE                        | n  | INDICE BRANQUIAL | INDICE CRURAL | INDICE INTERMEMBRAL |
|--------------------------------|----|------------------|---------------|---------------------|
| <b>FELIDAE</b>                 |    |                  |               |                     |
| <i>Lynx lynx</i>               | 5  | 97,89            | 103,30        | 82,75               |
| <i>Leopardus pardalis</i>      | 4  | 88,39            | 95,50         | 85,14               |
| <i>Felis silvestris</i>        | 3  | 94,59            | 104,81        | 86,01               |
| <i>Uncia uncia</i>             | 11 | 91,41            | 103,12        | 84,93               |
| <i>Neofelis nebulosa</i>       | 3  | 79,7-82,7        | 93,7-96,3     | 82,47               |
| <i>Panthera pardus</i>         | 4  | 82,24            | 92,63         | 84,95               |
| <i>Acinonyx jubatus</i>        | 4  | 95,8-99,6        | 100,0-102,3   | 90,10               |
| <i>Panthera leo</i>            | 16 | 90,0-94,0        | 83,7-89,3     | 91,91               |
| <i>Panthera tigris</i>         | -  | 80,7-86,4        | 83,4-87,6     | 86,50               |
| <i>Puma concolor</i>           | 3  | 82,2-83,9        | 91,7-94,8     | 82,70               |
| <i>Panthera onca</i>           | 10 | 80,80            | 86,61         | 87,71               |
| <i>Promegantereon ogygia</i>   | -  | 81,60            | 92,72         | 81,53               |
| <i>Megantereon cultridens</i>  | 1  | 81,57            | 87,02         | 86,87               |
| <i>Panthera atrox</i>          | -  | 92,51            | 85,77         | 90,03               |
| <i>Smilodon fatalis</i>        | -  | 77,13            | 75,54         | 94,30               |
| <i>Smilodon populator</i>      | 3  | 72,97            | 72,91         | 98,54               |
| <i>Homotherium latidens</i>    | 1  | 89,55            | 88,36         | 99,93               |
| <i>Homotherium serum</i>       | 1  | 91,88            | 84,93         | 105,92              |
| <b>HYAENIDAE</b>               |    |                  |               |                     |
| <i>Crocota crocuta</i>         | 4  | 101,76           | 83,72         | 101,04              |
| <i>Hyaena hyaena</i>           | 4  | 108,52           | 89,97         | 104,34              |
| <i>Hyaena brunnea</i>          | 1  | 97,67            | 77,33         | 106,52              |
| <b>VIVERRIDAE</b>              |    |                  |               |                     |
| <i>Viverricula indica</i>      | 4  | 69,42            | 101,76        | 71,47               |
| <i>Mungos mungo</i>            | 2  | 81,99            | 100,96        | 75,41               |
| <i>Nandinia binotata</i>       | 2  | 79,04            | 98,11         | 76,13               |
| <i>Arctogalidea trivirgata</i> | 1  | 76,39            | 98,77         | 78,40               |
| <i>Herpestes ichneumon</i>     | 2  | 77,16            | 94,83         | 79,37               |
| <i>Genetta genetta</i>         | 4  | 85,77            | 106,05        | 80,55               |
| <i>Civettictis civetta</i>     | 3  | 88,64            | 96,44         | 81,88               |
| <i>Viverra zibetha</i>         | 2  | 92,80            | 102,50        | 82,13               |
| <i>Arctictis binturong</i>     | 3  | 79,17            | 91,03         | 91,70               |
| <i>Suricata suricata</i>       | 1  | 133,68           | 110,19        | 97,80               |
| <b>PROCYONIDAE</b>             |    |                  |               |                     |
| <i>Nasua nasua</i>             | 5  | 87,60            | 94,75         | 80,04               |
| <i>Procyon cancrivorus</i>     | 4  | 99,74            | 102,48        | 81,31               |
| <i>Procyon lotor</i>           | 3  | 94,83            | 100,34        | 82,62               |
| <i>Bassariscus astutus</i>     | 1  | 78,51            | 100,78        | 83,40               |
| <b>AILURIDAE</b>               |    |                  |               |                     |
| <i>Ailurus fulgens</i>         | 4  | 77,37            | 95,60         | 89,30               |
| <b>CANIDAE</b>                 |    |                  |               |                     |
| <i>Canis aureus</i>            | 1  | 100,80           | 103,42        | 84,51               |
| <i>Fennecus zerda</i>          | 2  | 91,87            | 118,51        | 87,80               |
| <i>Vulpes vulpes</i>           | 5  | 95,48            | 107,81        | 88,61               |
| <i>Cerdocyon thous</i>         | 3  | 98,94            | 102,54        | 88,77               |
| <i>Alopex lagopus</i>          | 5  | 90,34            | 113,96        | 91,46               |
| <i>Lycaon pictus</i>           | 3  | 104,57           | 99,65         | 91,85               |
| <i>Canis lupus</i>             | 6  | 100,00           | 103,21        | 92,78               |
| <i>Chrysocyon brachyurus</i>   | 3  | 106,32           | 111,51        | 92,99               |
| <b>URSIDAE</b>                 |    |                  |               |                     |
| <i>Ursus arctos</i>            | 5  | 79,4-81,5        | 68,2-71,9     | 85,5-91,37          |
| <i>Ursus arctos (kodiac)</i>   | 5  | 79,0-83,3        | 67,9-73,9     | 86,95-94,86         |
| <i>Ursus americanus</i>        | 10 | 81,1-92,4        | 72,2-82,4     | 92,30-94,62         |
| <i>Thalarctos maritimus</i>    | 3  | 84,4-86,3        | 72,5-74,4     | 89,30-90,50         |
| <i>Helarctos malayanus</i>     | 2  | 84,4-85,0        | 73,7-74,2     | 98,13-98,52         |
| <b>MUSTELIDAE</b>              |    |                  |               |                     |
| <i>Martes foina</i>            | 1  | 79,84            | 103,45        | 75,59               |
| <i>Martes pennati</i>          | 2  | 76,00            | 99,00         | 79,90               |
| <i>Gulo gulo</i>               | 3  | 78,90            | 90,20         | 88,80               |
| <i>Meles meles</i>             | 5  | 85,17            | 89,15         | 90,00               |
| <i>Mellivora</i>               | 1  | 79,90            | 75,50         | 92,50               |
| <i>Taxidea taxus</i>           | 3  | 76,20            | 76,10         | 98,10               |

Tabla 8.7. Índices braquial, crural e intermembral de varios grupos de carnívoros  
(Datos tomados de Davis, 1964; Hunt, 2002, 2003, 2009, 2011; Salesa, 2002).



El índice intermembral, que relaciona la longitud de ambas extremidades, también puede aportar datos importantes. En la mayoría de los carnívoros el miembro pélvico es más largo que el torácico, mostrando casi todos los grupos un índice intermembral por debajo de 100, generalmente entre 80-90. Las especies con este índice próximo a 100 muestran unas extremidades de longitud más similar.

En algunos casos, sin embargo, se observan valores por encima de 100, lo que implica que el miembro torácico es más largo que el miembro pélvico, como se observa en hiénidos actuales (Speer, 1985) y en algunos macairodontinos como *Homotherium serum* (Tabla 8.7). Por el contrario, un índice bajo (en general entre 70-80) indicaría un alargamiento destacablemente mayor del miembro pélvico de forma independiente, característica que ha sido relacionada con capacidades para el salto como el caso de algunos vivérridos (Howell, 1944; Gonyea, 1976a; Taylor, 1976, Garland y Janis, 1993).

Para el cálculo de estos índices se han empleado, en la mayoría de los casos, los huesos del postcraneal del yacimiento de Batallones-1, ya que es donde se encuentran en conexión anatómica. Para el cálculo del índice crural se ha incluido una muestra del yacimiento de Batallones-10. En Batallones-3 no encontramos material fósil en conexión anatómica.

En las tablas 8.8, 8.9 y 8.10 se muestran los índices obtenidos para el *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones.

### 8.2.1. Resultados

En el caso del índice braquial, se obtienen valores mayores o próximos a 90 (entre 87,68 y 93,89) con un valor medio de 90,42 (Tabla 8.8), mostrando valores similares a algunos vivérridos, como *Civettictis civeta* (88,64) y *Viverra zangalunga* (92,80) (Tabla 8.7). Valores en cualquier caso muy alejados de las hienas actuales, que tienen un índice braquial muy alto (entre 97 y 108).

En cuanto al índice crural, se alcanzan valores muy próximos a 100, incluso superiores para *Protictitherium crassum*, con valores medios de 99,85 para Batallones 1 (97,18-102,51) y 98,19 para Batallones 10 (Tabla 8.9), lo que indica que la tibia es similar en longitud al fémur. Valores semejantes se obtienen también para algunos vivérridos, como *Viverra zangalunga* (102,50) y *Viverra indica* (101,76), así como algunos cánidos como *Lycaon pictus* (99,65). Mientras que las hienas actuales presentan valores moderadamente bajos para el índice crural (77,33-89,97).

En ambos índices (braquial y crural) queda patente el alargamiento de las extremidades y por tanto de la capacidad cursorial de *Protictitherium crassum*.

Por último, el índice intermembral calculado para *Protictitherium crassum* tiene un valor medio de 87,04 (Tabla 8.10), lo que nos indicaría que el miembro pélvico es más largo que el torácico, como en la mayoría de los carnívoros. Este valor es semejante a algunos cánidos como *Fennecus zerda* (87,80) y *Vulpes vulpes* (88,61). Sin embargo, estos valores se alejan de los obtenidos para las hienas actuales que presentan valores mucho mayores (106,52-101,04) (Tabla 8.7).

| RADIOS           |      |            |        | HÚMEROS         |      |            |        | INDICE BRAQUIAL |
|------------------|------|------------|--------|-----------------|------|------------|--------|-----------------|
| SIGLA            | LADO | YACIMIENTO | L      | SIGLA           | LADO | YACIMIENTO | L      |                 |
| B-2544b          | DER  | BAT-1      | 100,51 | B-2544b         | DER  | BAT-1      | 110,18 | 91,22           |
| B-2813           | DER  | BAT-1      | 104,31 | B-2814          | DER  | BAT-1      | 111,1  | 93,89           |
| BAT-1'02-E6-209b | DER  | BAT-1      | 96,62  | BAT-1'02-E6-210 | DER  | BAT-1      | 106,06 | 91,1            |
| B/S-2870         | IZQ  | BAT-1      | 92,12  | B/S-2876        | IZQ  | BAT-1      | 103,5  | 89              |
| B-2544a          | IZQ  | BAT-1      | 100,52 | B-2544a         | IZQ  | BAT-1      | 112,79 | 89,12           |
| B-2816           | IZQ  | BAT-1      | 97,67  | B-2818          | IZQ  | BAT-1      | 111,4  | 87,68           |
| BAT-1'02-D3-48   | IZQ  | BAT-1      | 99,26  | BAT-1'02-D3-46  | IZQ  | BAT-1      | 109,13 | 90,96           |

BAT-1  
n=7

|       |        |
|-------|--------|
| MEDIA | 90,424 |
|-------|--------|

Tabla 8.8. Índice braquial de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones.

| TIBIA            |      |            |        | FÉMUR           |      |            |        | INDICE CRURAL |
|------------------|------|------------|--------|-----------------|------|------------|--------|---------------|
| SIGLA            | LADO | YACIMIENTO | L      | SIGLA           | LADO | YACIMIENTO | L      |               |
| B-2603 (1)       | IZQ  | BAT-1      | 119,92 | B-2604          | IZQ  | BAT-1      | 123,4  | 97,18         |
| BAT-1'02-E6-212A | DER  | BAT-1      | 117,87 | BAT-1'02-E6-211 | IZQ  | BAT-1      | 114,98 | 102,51        |
| BAT-10'14-E2-7   | DER  | BAT-10     | 117,98 | BAT-10'14-E2-9  | DER  | BAT-10     | 120,16 | 98,19         |

BAT- 1  
n=2

|       |       |
|-------|-------|
| MEDIA | 99,85 |
|-------|-------|

BAT-10  
n=1

|       |       |
|-------|-------|
| MEDIA | 98,19 |
|-------|-------|

Tabla 8.9. Índice crural de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones.

| HUESO               | SIGLA            | LADO | YACIMIENTO | L      |
|---------------------|------------------|------|------------|--------|
| HÚMERO              | BAT-1'02-E6-210  | DER  | BAT-1      | 106,06 |
| RADIO               | BAT-1'02-E6-209b | DER  | BAT-1      | 96,62  |
| TIBIA               | BAT-1'02-E6-212A | DER  | BAT-1      | 117,87 |
| FÉMUR               | BAT-1'02-E6-211  | IZQ  | BAT-1      | 114,98 |
| INDICE INTERMEMBRAL | 87,04            |      |            |        |

Tabla 8.10. Índice intermembral de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones.

### 8.3. LOCOMOCIÓN: ESTUDIO DE LAS CINTURAS ESCAPULAR Y PÉLVICA

El estudio de las cinturas pélvica y escapular de *Protictitherium crassum* presenta un gran interés ya que permite obtener interpretaciones sobre sus hábitos de locomoción y, por tanto, deducir los de los hiénidos más primitivos, establecer los caracteres primitivos de la familia Hyaenidae e interpretar las adaptaciones locomotoras de los hiénidos posteriores. En este sentido, se ha comprobado que existen varias características morfológicas que se correlacionan con los hábitos locomotores de los aeluroideos actuales y, por tanto, nos podrían aportar información sobre los de *Protictitherium crassum*. La riqueza de restos postcraneales de esta especie en los yacimientos del Cerro de los Batallones es única y permitirá conocer, por primera vez, estas características con precisión. Hasta ahora, la escasez de restos escapulares y pélvicos primitivos sólo permitían la comparación con las especies *Pliovierrops orbigni* e *Ictitherium viverrinum* (Gaudry, 1863; Pilgrim, 1931). El género *Protictitherium* carecía de restos pélvicos o escapulares significativos (Werdelin y Solounias, 1991) por lo que la interpretación de los hábitos locomotores de *Protictitherium crassum* se deducía a partir de sus supuestas garras retráctiles y, por lo tanto, había sido atribuido a hábitos semi-arbóreos (Werdelin y Solounias, 1996).

Para este estudio es importante la comparación de *Protictitherium crassum* con la especie viviente *Nandinia binotata* (Gray 1830), ya que es un animal arbóreo similar al supuesto ancestro común de las cuatro familias de aeluroideos (Hunt, 1987; Hunt y Tedford, 1993). A partir de esa comparación podríamos deducir el grado de divergencia en cuanto a la locomoción entre el género más antiguo de los hiénidos y el supuesto ancestro común de los aeluroidea.

Además, se ha comparado la morfología de la escápula y de la pelvis de *Protictitherium crassum* con la de otros hiénidos fósiles, hienas modernas y otros carnívoros actuales del suborden feliformia. También, se ha incluido en este estudio el cánido *Canis aureus*, ya que presenta proporciones semejantes a las de los hiénidos primitivos (Tabla 8.11).

En cuanto a los caracteres diagnósticos que nos pueden ayudar a conocer los hábitos locomotores de *Protictitherium crassum*, la principal característica que define los hábitos arbóreos o terrestres de los pequeños carnívoros en la cintura escapular es la forma redondeada o rectangular de la escápula: los vivérridos de hábitos arbóreos poseen unas escápulas en forma de abanico, mientras que los vivérridos y herpéstidos terrestres tienen una forma rectangular (Taylor, 1974). Estas diferencias se asocian a las diferentes áreas de inserción de los músculos, la capacidad de rotación de los miembros y la movilidad de las articulaciones (Taylor, 1974; English, 1978; Laborde, 1987; Hildebrand, 1988). Aparentemente, estas características son generales y han

sido observadas también en otros carnívoros (Ewer, 1973; Hildebrand, 1988; Taylor, 1989).

| Especies                          | Sigla        | Sexo   | Material estudiado                                      | Institución |
|-----------------------------------|--------------|--------|---|-------------|
| <i>Herpestes naso</i>             | CG.1929-392  | Macho  | Escápula derecha-Pelvis izquierda y derecha             | MNHN        |
| <i>Ichneumia albicauda</i>        | CG.1939-185  | -      | Escápula izquierda y derecha                            | MNHN        |
| <i>Nandinia binotata</i>          | 15752        | -      | Escápula izquierda y derecha-Pelvis izquierda y derecha | EBD         |
| <i>Nandinia binotata</i>          | 1958-722     | Hembra | Escápula izquierda                                      | MNHN        |
| <i>Paradoxurus hermaphroditus</i> | 1884-2479    | -      | Escápula izquierda y derecha-Pelvis izquierda y derecha | MNHN        |
| <i>Paradoxurus hermaphroditus</i> | 1970-268     | Macho  | Escápula derecha-Pelvis izquierda y derecha             | MNCN        |
| <i>Genetta genetta</i>            | s.s          | -      | Escápula derecha-Pelvis izquierda y derecha             | MNCN        |
| <i>Genetta tigrina</i>            | 1371-1972    | -      | Escápula derecha-Pelvis izquierda y derecha             | MNHN        |
| <i>Genetta servalina</i>          | 206          | -      | Escápula izquierda y derecha                            | MNCN        |
| <i>Civettictis civetta</i>        | CG.1976-391  | Hembra | Escápula izquierda y derecha                            | MNHN        |
| <i>Viverra zibetha</i>            | A.3493       | Macho  | Escápula izquierda y derecha-Pelvis izquierda y derecha | MNHN        |
| <i>Viverra zangalunga</i>         | 1884-364     | -      | Escápula izquierda y derecha-Pelvis izquierda y derecha | MNHN        |
| <i>Viverricula indica</i>         | CG.1932-3550 | -      | Escápula izquierda                                      | MNHN        |
| <i>Hyaena hyaena</i>              | 391          | -      | Escápula izquierda-Pelvis derecha                       | SCA         |
| <i>Hyaena hyaena</i>              | 1910-90      | Macho  | Escápula izquierda y derecha                            | MNHN        |
| <i>Crocuta crocuta</i>            | 393          | -      | Escápula izquierda y derecha                            | SCA         |
| <i>Crocuta crocuta</i>            | 1936-609     | Macho  | Escápula izquierda y derecha-Pelvis izquierda y derecha | MNHN        |
| <i>Leopardus wiedii</i>           | 65           | -      | Escápula izquierda y derecha-Pelvis izquierda y derecha | MNCN        |
| <i>Felis sylvestris</i>           | 1971-88      | Macho  | Escápula izquierda y derecha-Pelvis izquierda y derecha | MNCN        |
| <i>Neofelis nebulosa</i>          | 1876 12 30 3 | Macho  | Escápula izquierda                                      | NHM         |
| <i>Panthera onca</i>              | 1858 5 26 9  | Macho  | Escápula izquierda                                      | NHM         |
| <i>Acinonyx jubatus</i>           | 3438         | Macho  | Escápula izquierda y derecha-Pelvis izquierda y derecha | MNCN        |
| <i>Canis aureus</i>               | 75           | Hembra | Escápula izquierda y derecha-Pelvis izquierda y derecha | MNCN        |

Tabla 8.11. Material estudiado. (Las abreviaturas de las instituciones se especifican en el capítulo 4: Metodología y materiales estudiados).

En cuanto a la cintura pélvica existen tres características principales que aportan información sobre la locomoción. La primera es la forma del ilion, que parece ser más profundo en los aeluroideos terrestres (Taylor, 1976; Spoor y Badoux, 1988), la segunda es el ángulo del suelo pélvico, mayor en los carnívoros terrestres (Jenkins y Camazine, 1977; Wang, 1993), y por último las tuberosidades isquiáticas, más desarrolladas también en éstos. La primera y la última característica parecen condicionar la función de propulsión en los músculos glúteos y la propulsión de los flexores de las extremidades posteriores, respectivamente. También se observa que el ángulo del suelo pélvico afecta al ángulo de articulación entre el fémur y la pelvis.

Para cuantificar estos datos, se han tomado una serie de medidas en las escápulas y las pelvis (detalladas en la figura 4.12, en el capítulo 4 de metodología y materiales estudiados) basadas en Taylor, 1974, 1976; Jenkins y Camazine, 1977; Spoor y Badoux, 1988; Wang, 1993.

En las escápulas se ha obtenido el índice de longitud/anchura (L/A), el ángulo escapular caudal (ap) y el desarrollo relativo del acromion.

En las pelvis el índice de longitud/anchura del ilion (Li/A), el ángulo del suelo pélvico y el desarrollo de la tuberosidad isquiática. El ángulo del suelo pélvico ha resultado complicado de medir debido a la dificultad de mantener un ángulo constante al realizar las fotografías.

Por otra parte, se han atribuido categorías locomotoras a las especies de aleuroideos siguiendo el criterio de Van Valkenburgh (1987). Las categorías son las siguientes:

- Arbóreos (trepadores)
- Escansoriales (que pueden correr y trepar)
- Cursoriales (terrestres adaptados a la carrera)

Las especies de carnívoros estudiadas y comparadas se exponen en la siguiente tabla 8.12:

| Especie                           | Nombre común                    | Categoría locomotora    | Masa corporal |
|-----------------------------------|---------------------------------|-------------------------|---------------|
| <i>Herpestes naso</i>             | Mangosta                        | Cursorial               | 2.2           |
| <i>Ichneumia albicauda</i>        | Mangosta de cola blanca         | Cursorial               | 3.5           |
| <i>Nandinia binotata</i>          | Civeta africana de las palmeras | Arborea                 | 1.9           |
| <i>Paradoxurus hermaphroditus</i> | Civeta de las palmeras          | Arborea                 | 3             |
| <i>Genetta genetta</i>            | Gineta                          | Escansorial + Cursorial | 2             |
| <i>Genetta tigrina</i>            | Gineta                          | Escansorial             | 2             |
| <i>Genetta servalina</i>          | Gineta                          | Escansorial             | 2             |
| <i>Civettictis civetta</i>        | Civeta africana                 | Cursorial               | 12            |
| <i>Viverra zibetha</i>            | Civeta oriental mayor           | Cursorial               | 8             |
| <i>Viverra tangalunga</i>         | Civeta oriental                 | Cursorial               | 8             |
| <i>Viverricula indica</i>         | Civeta oriental menor           | Cursorial               | 3             |
| <i>Hyaena hyaena</i>              | Hiena rayada                    | Cursorial               | 40            |
| <i>Crocuta crocuta</i>            | Hiena manchada o moteada        | Cursorial               | 63            |
| <i>Leopardus wiedii</i>           | Margay                          | Arborea                 | 2,7           |
| <i>Felis sylvestris</i>           | Gato salvaje                    | Escansorial             | 5.5           |
| <i>Neofelis nebulosa</i>          | Leopardo de las nieves          | Escansorial             | 19.5          |
| <i>Panthera onca</i>              | Jaguar                          | Escansorial             | 97            |
| <i>Acinonyx jubatus</i>           | Guepardo                        | Cursorial               | 53.5          |
| <i>Canis aureus</i>               | Chacal dorado                   | Cursorial               | 11            |

Tabla 8.12. Categorías de los hábitos de locomoción de las especies de carnívoros incluidas en este estudio (datos obtenidos de Van Valkenburgh, 1987; Taylor, 1974 y 1976; Nowak y Paradiso, 1983).

### 8.3.1. Resultados del estudio de las escápulas

Las medidas y los datos obtenidos para la escápula se observan en la siguiente tabla 8.13:

| SIGLA                                       | LADO | YACIMIENTO | L     | A     | L/A | lg1   | lg2   | ag    | ap  |
|---|------|------------|-------|-------|-----|-------|-------|-------|-----|
| <b>B-268</b>                                | DER  | BAT-1      | 87,98 | 55,15 | 1.6 | 16,98 | 18,63 | 12.73 | 94  |
| <b>B-2195</b>                               | DER  | BAT-1      | 82    | 52    | 1.6 | 14,71 | 17,93 | 10.6  | 86  |
| <b>B-2544d</b>                              | DER  | BAT-1      |       | 59,21 |     | 15,4  | 17    | 11,05 |     |
| <b>B-4313</b>                               | DER  | BAT-1      | 89,84 | 56,9  | 1.6 | 16,31 | 18,9  | 11,12 |     |
| <b>B-5465</b>                               | DER  | BAT-1      | 86,78 | 57,28 | 1,5 | 15,13 | 17,7  | 10,61 |     |
| <b>BAT-1'02-E6-206</b>                      | DER  | BAT-1      | 87,52 | 54,3  | 1,6 | 15,77 | 18,44 | 11,45 |     |
| <b>BAT-10'13-D6-49</b>                      | DER  | BAT-10     | 80,48 | 54,87 | 1,5 | 14,46 | 16,34 | 9,38  |     |
| <b>B-2188</b>                               | IZQ  | BAT-1      | 86,71 |       |     | 15,42 |       | 12.63 | 88  |
| <b>B-2544i</b>                              | IZQ  | BAT-1      | 91,1  | 58,98 | 1,5 | 15,18 | 17,43 | 11,47 |     |
| <b>B-2696(40)</b>                           | IZQ  | BAT-1      | 94.30 | 60,3  | 1.6 | 16,32 | 18,93 | 11.80 | 91  |
| <b>B-2932</b>                               | IZQ  | BAT-1      |       |       |     | 15,03 | 16    | 9,68  |     |
| <b>B-5464</b>                               | IZQ  | BAT-1      | 85,54 | 56,98 | 1,5 | 14,93 | 17,86 | 10,26 |     |
| <b>B-6077</b>                               | IZQ  | BAT-1      | 86,62 | 50,21 | 1,7 | 14,3  | 15,4  | 10    |     |
| <b>BAT-1'04-E4-2002</b>                     | IZQ  | BAT-1      |       |       |     | 15,35 | 17,83 | 10,94 |     |
| <b>BAT-3'11 a</b>                           | IZQ  | BAT-3      | 73,78 | 49,58 | 1,5 | 13,96 | 16,05 | 10,37 |     |
| <b>BAT-10'13-D6-50</b>                      | IZQ  | BAT-10     | 83,49 | 56,77 | 1,5 | 14,17 | 16,48 | 9,14  |     |
| <i>Herpestes naso</i> CG.1929-392           | -    | ACTUAL     | 62.6  | 41.8  | 1.5 | 11    |       | 7.3   | 87  |
| <i>Ichneumia albicauda</i> CG.1939-185      | -    | ACTUAL     | 69.6  | 42.6  | 1.6 | 11.8  |       | 9.2   | 87  |
| <i>Nandinia binotata</i> 15752              | -    | ACTUAL     | 56.2  | 46.9  | 1.2 | 11.9  |       | 8.4   | 73  |
| <i>Paradoxurus hermaphroditus</i> 1884-2479 | -    | ACTUAL     | 54.6  | 43.6  | 1.3 | 10.7  |       | 7.9   | 70  |
| <i>Paradoxurus hermaphroditus</i> 1970-268  | -    | ACTUAL     | 65,8  | 59,8  | 1,1 | 12,8  |       | 10,4  | 68  |
| <i>Genetta genetta</i>                      | DER  | ACTUAL     | 47.4  | 36.3  | 1.3 | 7.7   |       | 6.9   | 74  |
| <i>Genetta tigrina</i> 1371-1972            | -    | ACTUAL     | 65.2  | 48.7  | 1.3 | 11    |       | -     | 83  |
| <i>Genetta servalina</i> 206                | -    | ACTUAL     | 38.1  | 31.6  | 1.2 | 5.8   |       | 6.3   | 76  |
| <i>Civettictis civetta</i> CG.1976-391      | -    | ACTUAL     | 99.2  | 67.3  | 1.5 | 18.1  |       | 13.3  | 85  |
| <i>Viverra zibetha</i> A.3493               | -    | ACTUAL     | 98.2  | 59.7  | 1.6 | 16.1  |       | 13.6  | 102 |
| <i>Viverra tangalunga</i> 1884-364          | -    | ACTUAL     | 71.9  | 47.9  | 1.5 | 11.8  |       | 9.2   | 87  |
| <i>Viverricula indica</i> CG.1932-3550      | -    | ACTUAL     | 60.4  | 44.4  | 1.4 | 9.7   |       | 6.9   | 79  |
| <i>Hyaena hyaena</i> 391                    | IZQ  | ACTUAL     | 168.1 | 106   | 1.6 | 33.4  |       | 24.9  | 90  |
| <i>Hyaena hyaena</i> 1910-90                | -    | ACTUAL     | 171.3 | 107.7 | 1.6 | 33.9  |       | 26.3  | 95  |
| <i>Crocuta crocuta</i> 393                  | -    | ACTUAL     | 212.3 | 114.4 | 1.9 | 32.1  |       | 29.9  | 99  |
| <i>Crocuta crocuta</i> 1936-609             | -    | ACTUAL     | 212.2 | 112   | 1.9 | 43.9  |       | 31.8  | 106 |
| <i>Leopardus wiedii</i> 65                  | -    | ACTUAL     | 69.2  | 56.2  | 1.2 | 11.8  |       | 9.8   | 77  |
| <i>Felis sylvestris</i> 1971-88             | -    | ACTUAL     | 85.5  | 59.8  | 1.4 | 12.9  |       | 10.8  | 76  |
| <i>Neofelis nebulosa</i> 1876 12 30 3       | -    | ACTUAL     | 130.3 | 98.6  | 1.3 | 30.5  |       | -     | 82  |
| <i>Panthera onca</i> 1858 5 26 9            | -    | ACTUAL     | 202.9 | 148.6 | 1.4 | 43.9  |       | -     | 92  |
| <i>Acinonyx jubatus</i> 3438                | -    | ACTUAL     | 181.5 | 119   | 1.5 | 26.8  |       | 26.1  | 88  |
| <i>Canis aureus</i> 75                      | -    | ACTUAL     | 94.1  | 54.6  | 1.7 | 14.4  |       | 12.2  | 89  |

Tabla 8.13. Medidas de las escápulas.

En primer lugar, se observa que los aeluroideos fósiles de locomoción cursorial presentan el índice L/A (superior a 1.4) y el ángulo ap más alto que los taxones escansoriales y arbóreos (inferior a 1.4). Estos índices se relacionan con una forma más alta y estrecha de las escápulas en el primer grupo de taxones cursoriales y en forma de abanico en el segundo de taxones escansoriales y arbóreos. Además, las hienas actuales muestran los índices L/A y el ángulo ap más altos de todos, mientras que los valores más bajos de L/A se encuentran en las especies de menor tamaño, lo que sugiere una correlación de este índice con la masa corporal.

En cuanto a *Protictitherium crassum*, una vez calculados los índices, podemos observar que su escápula posee un índice L/A más parecido al de *Viverra*, *Civettictis* e *Ichneumia* que al de las hienas modernas, así como un significativo parecido con el de *Canis aureus*.

Otra característica interesante obtenida a partir del estudio de las escápulas es el hecho de que el acromion es relativamente más corto en los taxones cursoriales y en *Protictitherium crassum* comparados con las especies arbóreas y escansoriales, lo que lo confirma como un carácter diagnóstico útil para determinar el tipo de locomoción. Sin embargo, al contrario que éste, el coracoides muestra una gran variabilidad interespecífica que dificulta hallar una correlación entre forma y locomoción.

Con respecto a *Proteles*, la comparación de los datos de *Protictitherium* con las fotografías figuradas en Walker (1985) sugiere que estos se parecen más entre sí que a las hienas actuales, ya que el índice L/A y el ángulo ap son notablemente mayores tanto para *Crocota* como para *Hyaena*.

En cuanto a las escápulas de otros hiénidos primitivos, como ya se ha comentado, son escasas. La escápula de *Ictitherium viverrinum*, hiénido del Mioceno superior-Plioceno inferior europeo, figurada por Gaudry (1862-1867) muestra una forma muy similar a la de *Protictitherium*, mientras que las escápulas de otros hiénidos fósiles como *Ikelohyaena abronia* (Hendey, 1974, hiena adaptada a romper huesos del Mio-Plioceno sudafricano); *Chasmaporthetes borisiaki* (Khomenko, 1932, el miembro más antiguo de las hienas corredoras del Plio-Pleistoceno) y *Pachycrocota brevirostris* (Pei, 1934, la hiena gigante del Plio-Pleistoceno africano y euroasiático), son básicamente del tipo moderno.

Las mencionadas diferencias morfológicas se observan en la figura 8.2, donde se ha representado las escápulas izquierdas de las especies más significativas de los carnívoros estudiados sin que los elementos estén a escala para facilitar su comparación (dibujos cortesía de M. Antón). Además, en la figura 8.3 se observa una escápula derecha de *Protictitherium crassum* (B-5465) procedente del yacimiento de Batallones-1 donde se puede apreciar su morfología.



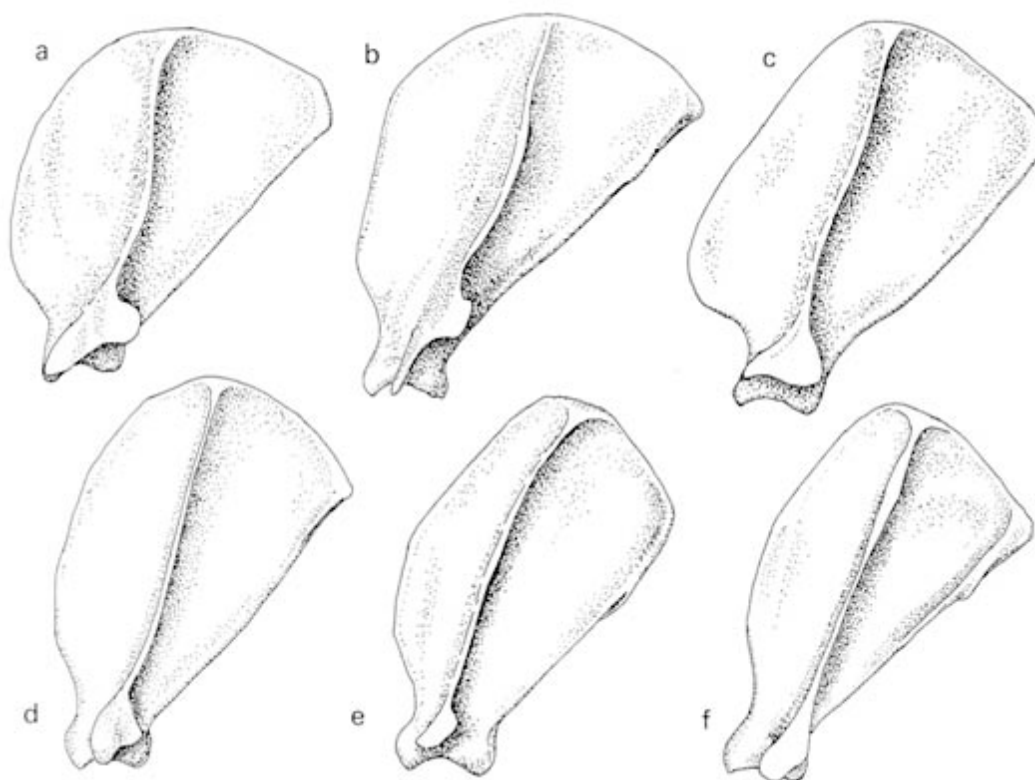


Figura 8.2. Vista lateral de la escápula izquierda de los siguientes carnívoros: a) *Nandinia binotata*, b) *Felis sylvestris*, c) *Civettictis civetta*, d) *Protictitherium crassum*, e) *Crocota crocuta*, f) *Canis aureus*.

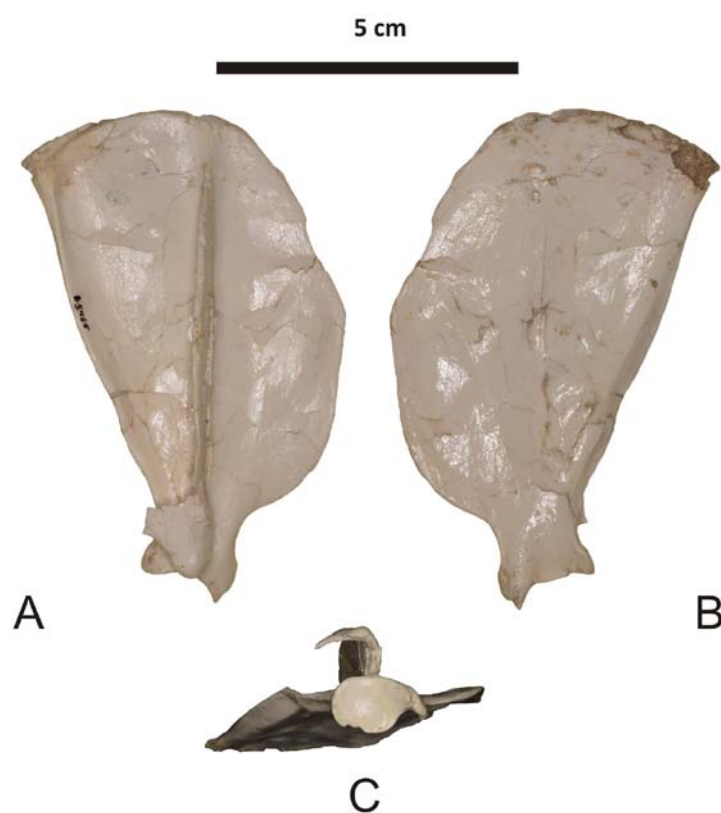


Figura 8.3. (A) Vista lateral, (B) medial y (C) cavidad glenoidea de la escápula B-5465 de *Protictitherium crassum* del yacimiento de Batallones-1.

### 8.3.2. Resultados del estudio de las pelvis

Las pelvis de hiénidos primitivos, al igual que ocurre con las escápulas, son muy escasas y fragmentarias en el registro fósil. Una de las pelvis más completas pertenece a la especie *Chasmaporthetes lunensis* (Schaub, 1941), la hiena corredora del Plio-Pleistoceno, pero carece de las partes más relevantes para su comparación e interpretación, como son el pubis, la tuberosidad isquiática y el extremo anterior del ilion. Éste último muestra una notable expansión, pero no llega a alcanzar al de las hienas modernas. Otra pelvis descrita corresponde a *Ikelohyaena abronia* (Hendey, 1974) y este autor la describe como similar a la de *Parahyaena brunnea*, pero no está figurada en el trabajo por lo que resulta imposible compararlas.

Los datos obtenidos para la cintura pélvica en esta tesis doctoral confirman que algunos caracteres se relacionan directamente con el tipo de locomoción por lo que se confirman como caracteres diagnósticos. Así, un índice Li/Di de entre 1.26 y 2.73 indica hábitos cursoriales, mientras que valores de entre 2.23 y 3.45 engloban a las especies arbóreas y escansoriales. *Protictitherium crassum* muestra un rango de valores de entre 1,75 y 2.54, con una media de 2.15, que entra claramente en el rango de los carnívoros cursoriales.

| SIGLA                                       | LADO | YACIMIENTO | L     | Li    | Di    | Da    | At    | Li/Di |
|---|------|------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| B-53 (6)                                    | DER  | BAT-1      | 95,72 | 59,61 |       | 13,07 | 33,15 |       |
| B-655                                       | DER  | BAT-1      |       |       |       | 14,47 |       |       |
| B-2854b                                     | DER  | BAT-1      | 95,16 | 60,27 | 28,51 | 14,94 | 35,35 | 2,11  |
| B-5255-2d                                   | DER  | BAT-1      |       | 58,75 |       | 14    |       |       |
| BAT-1'02-C6-95d                             | DER  | BAT-1      |       | 53,54 | 30,52 | 14,09 | 33,53 | 1,75  |
| BAT-1'02-D5-86                              | DER  | BAT-1      |       |       |       | 14,94 | 36,03 |       |
| BAT-1'04-47                                 | DER  | BAT-1      |       |       |       | 13,87 | 33,75 |       |
| BAT-10'02-D5-121                            | DER  | BAT-10     | 86,1  |       |       | 14    | 30,28 |       |
| B/S-572                                     | IZQ  | BAT-1      |       |       |       | 13,76 |       |       |
| B-53 (5)                                    | IZQ  | BAT-1      | 95,61 | 58,94 |       | 13,02 | 34,2  |       |
| B/834/16                                    | IZQ  | BAT-1      |       | 64,1  | 27,73 | 14,2  | 36,88 | 2,3   |
| B-2854a                                     | IZQ  | BAT-1      | 95,9  | 60,22 | 25,3  | 14,5  | 34,51 | 2,54  |
| B-5255-2e                                   | IZQ  | BAT-1      |       |       |       | 13,69 | 36,56 |       |
| BAT-1'02-C6-95a                             | IZQ  | BAT-1      |       | 54,88 | 26,38 | 13    | 34,42 | 2,08  |
| BAT-1'02-D3-45                              | IZQ  | BAT-1      | 89,77 | 56,67 |       | 13,98 | 30,62 |       |
| BAT-1'04-E5-100                             | IZQ  | BAT-1      | 90,84 | 58    | 27,35 | 14,34 |       | 2,12  |
| BAT-3'11-501                                | IZQ  | BAT-3      | 76,55 | 48,13 | 21,98 | 14,51 | 28,15 | 2,19  |
| BAT-10'02-D5-122                            | IZQ  | BAT-10     |       |       |       | 14,08 | 29,85 |       |
| <i>Herpestes naso</i> CG.1929-392           | -    | ACTUAL     | 73.8  | 41.5  | 21.3  | 9.3   | 29.2  | 1.95  |
| <i>Nandinia binotata</i> 15752              | -    | ACTUAL     | 75.1  | 43.9  | 13    | 11    | 28.6  | 3.38  |
| <i>Paradoxurus hermaphroditus</i> 1884-2479 | -    | ACTUAL     | 69.9  | 41.4  | 16.6  | 9.7   | 24.3  | 2.49  |
| <i>Paradoxurus hermaphroditus</i> 1970-268  | -    | ACTUAL     | 83.9  | 49.7  | 20.2  | 11.6  | 29.8  | 2.46  |
| <i>Genetta genetta</i> *                    | -    | ACTUAL     | 64.2  | 38    | 13.1  | 8.8   | 24.4  | 2.9   |
| <i>Genetta tigrina</i> 1371-1972            | -    | ACTUAL     | 75.9  | 44.6  | 20    | 9.5   | 29.9  | 2.23  |
| <i>Viverra zibetha</i> A.3493               | -    | ACTUAL     | 114.1 | 64.3  | 30.9  | 13.6  | 40.4  | 2.08  |
| <i>Viverra tangalunga</i> 1884-364          | -    | ACTUAL     | 82    | 49.8  | 18.5  | 9.8   | 28.3  | 2.69  |
| <i>Hyaena hyaena</i> 391 (R)                | DER  | ACTUAL     | 128   | 89.2  | 70.6  | 24.6  | 45.4  | 1.26  |
| <i>Crocuta crocuta</i> 1936-609             | -    | ACTUAL     | 210.9 | 126.6 | 97.3  | 33.6  | 63.5  | 1.30  |
| <i>Leopardus wiedii</i> 65                  | -    | ACTUAL     | 87.6  | 52.3  | 15.9  | 13.4  | 31.9  | 3.29  |
| <i>Felis sylvestris</i> 1971-88             | -    | ACTUAL     | 90.8  | 54.9  | 15.9  | 12.4  | 29.8  | 3.45  |
| <i>Acinonyx jubatus</i> 3438                | -    | ACTUAL     | 214   | 123.5 | 45.3  | 26.2  | 81.5  | 2.73  |
| <i>Canis aureus</i> 75                      | -    | ACTUAL     | 99.5  | 61.6  | 23.8  | 13.9  | 27.3  | 2.59  |

Tabla 8.13. Medidas de pelvis estudiadas.

El segundo carácter medido, el ángulo del suelo pélvico, es mayor en las especies escansoriales y arbóreas de la muestra que en las cursoriales, y en el caso de *Protictitherium* el ángulo es mucho mayor que en los géneros *Paradoxurus*, *Nandinia* o *Genetta* y comparable al de *Felis*. En las hienas modernas el ángulo es similar, a grandes rasgos, al de *Protictitherium crassum* y menor que el de *Canis* y *Acinonyx*.

Por último, el mayor desarrollo de la tuberosidad isquiática, relacionada con los carnívoros cursoriales, aumenta en nuestros resultados desde *Paradoxurus* a *Nandinia* y le siguen *Genetta* y *Felis*, *Protictitherium crassum*, *Crocota* y *Canis*, que muestra el mayor desarrollo de todos. La comparación de la pelvis de *Proteles*, según está figurada por Walker (1985), muestra que su forma es intermedia entre *Protictitherium* y las hienas modernas.

Esta diferencia de forma se puede apreciar en la siguiente figura 8.4 que representa una vista lateral de las pelvis de las especies más significativas de los carnívoros estudiados. Las pelvis no están a escala para facilitar su comparación (dibujos cortesía de M. Antón).

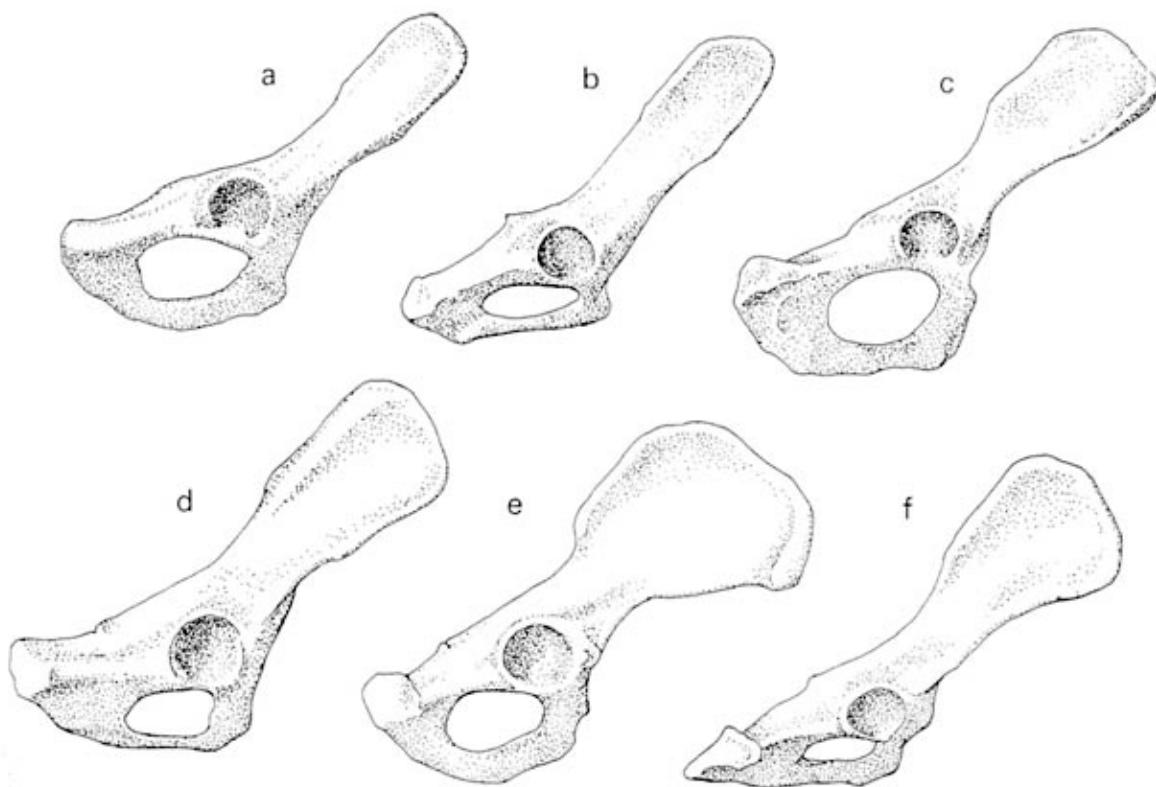


Figura 8.4. Vista lateral de la pelvis derecha de los siguientes carnívoros: a) *Nandinia binotata*, b) *Felis sylvestris*, c) *Viverra zibetha*, d) *Protictitherium crassum*, e) *Crocota crocuta*, f) *Canis aureus*.

En la figura 8.5 se observa en vista caudal las pelvis de las especies más significativas de los carnívoros estudiados, no escaladas. Esta vista es la que se ha utilizado para el estudio del ángulo del suelo pélvico (dibujos cortesía de M. Antón).

Además, en la figura 8.6 se observa una cintura pélvica de *Protictitherium crassum* (B-5465) procedente del yacimiento de Batallones-1.

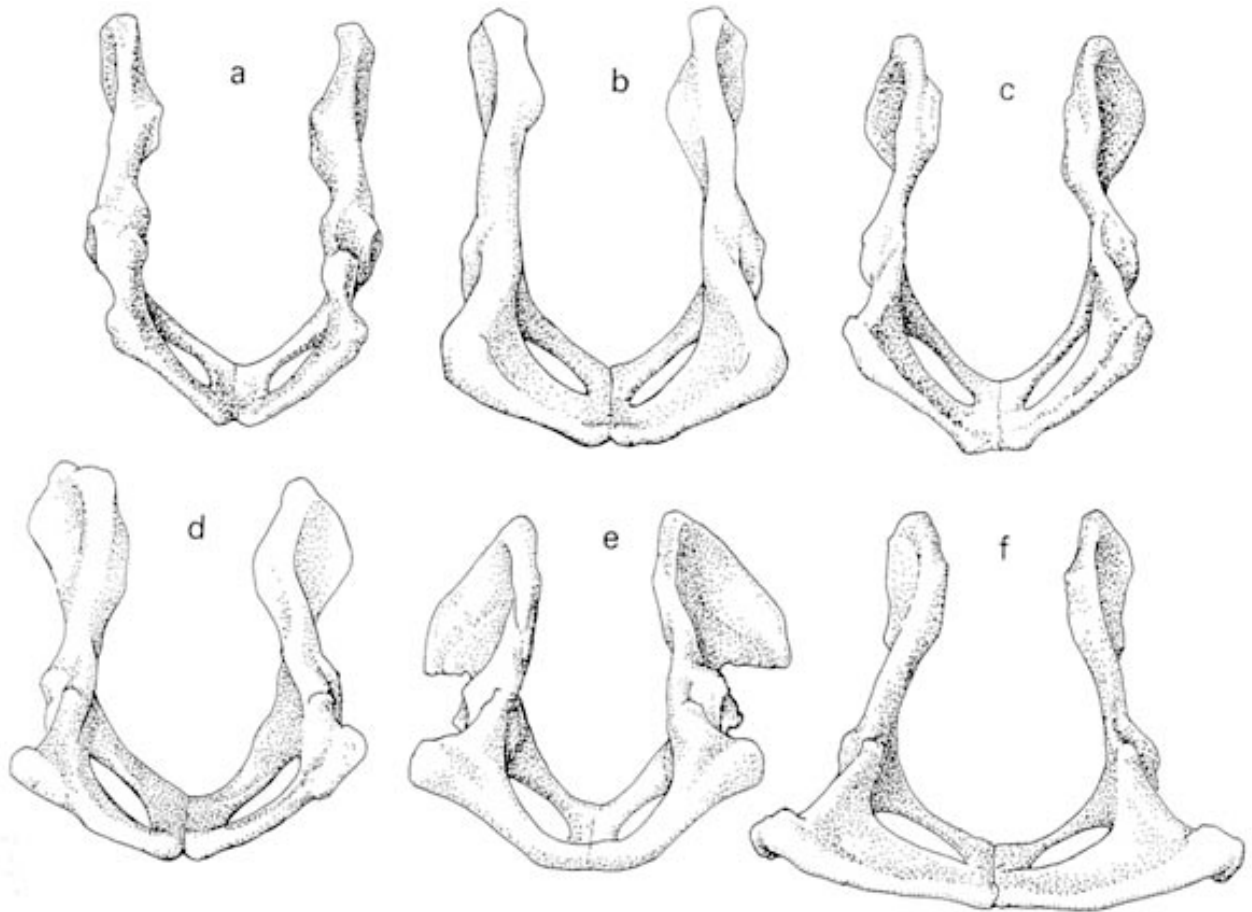


Figura 8.5. Vistas caudales de los siguientes carnívoros: a) *Nandinia binotata*, b) *Felis sylvestris*, c) *Viverra zibetha*, d) *Protictitherium crassum*, e) *Crocuta crocuta*, f) *Canis aureus*.



Figura 8.6. Cintura pélvica B-5465 de *Protictitherium crassum* del yacimiento de Batallones 1 (Escala 5 cm).

### 8.3.3. Discusión: Tipo de locomoción de *Protictitherium crassum*

Los resultados obtenidos en el análisis de las medidas de las cinturas escapular y pélvica de los numerosos restos fósiles de los yacimientos del Cerro de los Batallones (en su mayoría del yacimiento de Batallones-1), permiten conocer, por comparación con las especies emparentadas actuales, si este hiénido era de hábitos cursoriales, escansoriales o arbóreos.

En primer lugar, los análisis del índice L/A y el ángulo caudal (ap) de las escápulas son coherentes con los resultados de otras investigaciones que los relacionan con los hábitos de locomoción de los carnívoros aeluroideos (Ewer, 1973; Taylor, 1974 y 1989; Walker, 1985; Hildebrand, 1988) y en los que las especies escansoriales muestran una forma de las escápulas en abanico, con índices L/A bajos y bajos ap, al contrario de los cursoriales, que presentan escápulas rectangulares. El significado funcional de este cambio en la forma de la escápula no se conoce bien, pero parece que se basa en dos factores: el primero de ellos es que la escápula

rectangular se hace más alta y su rotación en el plano sagital se añadiría a la longitud de los miembros delanteros, lo cual sería ventajoso para un corredor (English, 1978; Hildebrand, 1988) y en segundo lugar que la zona de inserción de varios músculos, entre otros el *serratus ventralis cervicis*, el *serratus anterior* y el *romboide*, se localizaría en la parte superior de la cara torácica de la escápula. Dado que el área de inserción de esos músculos se vuelve más alta y estrecha, su acción consistiría más en rotar la escápula craneo-caudalmente, otro carácter que resulta una ventaja para la locomoción terrestre (Ewer, 1973; English, 1978). En las hienas modernas el área de inserción de uno de estos músculos, el *serratus ventralis*, se concentra en una línea cervical a lo largo del borde craneal de la escápula (Speer y Badoux, 1986), una tendencia que se ha observado también en vivérridos y herpéstidos más cursoriales (Taylor, 1974). Es posible que esos cambios en las áreas de las inserciones musculares afecten a la forma general de la escápula, haciéndola más alta.

Las diferencias en el ángulo caudal (ap) entre los aeluroideos podría estar relacionado con la función el músculo *teres major*, un aductor de la extremidad anterior que está muy desarrollado en los padaroxurinos (Taylor, 1974), así como con el *serratus anterior*.

Con respecto al acromion, en las especies de aeluroideos arbóreos y escansoriales supera la cavidad glenoidea y parece estar asociado con la función aductora del músculo *deltoides* (Taylor, 1974), tal y como se observa en el vivérrido arbóreo *Cryptoprocta* (Laborde, 1987). En otros carnívoros más terrestres esta función parece ser menos importante en relación a la acción flexora de ese músculo y entonces el acromion se vuelve más corto.

Tanto el origen de los cambios en la morfología del coracoides como los de la cavidad glenoidea son difíciles de interpretar en términos funcionales. En el caso del proceso coracoides podría estar vinculado con el desarrollo del músculo *coracobrachialis* (Barone, 1989), un aductor del miembro anterior, algo que también ocurre con la cavidad glenoidea, que posee una forma muy compleja pero que, sin embargo, se podría correlacionar la cavidad menos profunda con los taxones arbóreos y las más profundas con los aeluroideos más terrestres o cursoriales (*Paradoxurus*, *Nandinia*), siendo *Canis* un ejemplo aún más extremo.

El análisis del índice L/A de *Protictitherium crassum* lo sitúa en la categoría de locomoción cursorial. Aunque los resultados sobre el ángulo ap son menos determinantes, también apuntan en la misma dirección.

La escápula de *Protictitherium crassum* se encuentra muy lejos del tipo paradoxurino y comparada con los vivérridos y herpéstidos vivientes se parece particularmente a *Civettictis* e *Ichneumia*, que son animales netamente terrestres e incluidos en la categoría de locomoción "trotadora" por Taylor (1974). Al igual que

ellos, *Protictitherium crassum* comparte una escápula alta y estrecha con un acromion reducido, lo que implica que el movimiento del miembro anterior se restringía principalmente al plano para sagital. Resulta llamativa la similitud entre la escápula de *Protictitherium crassum* y la de *Canis aureus*, lo que sugiere hábitos locomotores parecidos, siendo *C. aureus* netamente cursorial.

Con respecto a la forma de la pelvis, este estudio confirma que las especies arbóreas y cursoriales poseen un ilion estrecho y un ángulo del suelo pélvico bajo (Taylor, 1976). El ilion se vuelve más profundo en los taxones terrestres y en las hienas modernas se expande notablemente (Spoor y Badoux, 1988), un cambio que se relaciona con el aumento del área de inserción del músculo *glúteo medio*. Éste es un extensor del miembro posterior y tiene una importante función de propulsión (Barone, 1989). Hildebrand (1954) describe un aumento en la expansión del ilion en algunas especies de cánidos con relación a otras y es en las especies más grandes y más cursoriales, donde esta expansión ilíaca es más pronunciada. Cuando observamos la expansión del ilion de *Protictitherium crassum* podemos deducir una capacidad cursorial moderada, comparable a la de *Viverra zibetha*, *Civettictis* o incluso *Canis*.

En cuanto al ángulo del suelo pélvico se ha observado que es más amplio en los carnívoros cursoriales. Esto parece relacionado con la orientación del acetábulo, que tiende a situarse sobre la cabeza del fémur en vez de estar interno a éste. También se ha mencionado que la orientación del isquion es perpendicular a la mitad del rango de abducción del fémur y de este modo podría estar más verticalizado en animales que caminan normalmente con un fémur muy abducido como ocurre con los carnívoros arbóreos (Jenkins y Camazine, 1977; Wang, 1993). En el caso de *Protictitherium crassum* el ángulo de la pelvis es sólo moderadamente alto, lo que sugiere un tipo de locomoción terrestre poco especializada.

El desarrollo relativo de la tuberosidad isquiática está relacionado con la importancia creciente del músculo *bíceps femoral* como flexor. Por ejemplo Taylor (1976) observó este desarrollo en el herpéstido cursorial *Ichneumia*. En *Protictitherium crassum* el desarrollo de la tuberosidad isquiática sugiere un grado de cursorialidad parecido al de los felinos y las hienas modernas.

Todos estos datos indican que el hiénido más primitivo, *Protictitherium crassum*, estaba ya realmente bien adaptado para la locomoción terrestre, al menos tanto como la civeta africana moderna (*Civettictis*) y la mangosta de cola blanca (*Ichneumia*) (Taylor, 1970). Estas especies se encuentran adaptadas a la vida en áreas de bosque abierto y praderas y su eficaz trote les permitiría buscar alimento en territorios mucho más amplios que cualquier otro vivérrido o herpéstido contemporáneo a ellos (Taylor, 1970). Parece igualmente que *Protictitherium crassum* tenía unas capacidades semejantes y es probable que durante millones de años sus



ancestros evolucionaran en ambientes relativamente abiertos como claros boscosos o bosques relativamente abiertos. Los parecidos entre las formas de las cinturas de *Protictitherium* y los pequeños cánidos actuales, puesta de manifiesto en su comparación con *Canis aureus*, sugiere unas presiones adaptativas semejantes en estos grupos tan alejados filogenéticamente. La principal diferencia es el mayor ángulo pélvico en los cánidos modernos, pero esta diferencia es más difusa cuando se compara con otros cánidos más primitivos como *Tomarctus* o *Hesperocyon* (Wang, 1993). Estos ángulos menores en los cánidos primitivos sugiere que el hipotético cánido ancestro no era muy diferente a ese respecto de los aeluroideos del tipo arbóreo-escansorial. El hecho de que, incluso en las hienas modernas, el ángulo del suelo pélvico siga siendo moderado mientras que no sólo en los cánidos, sino también en el félido cursorial *Acinonyx*, se hayan desarrollado ángulos más amplios, sugiere que hubo diferentes presiones adaptativas sobre las hienas que no compartían con otros carnívoros cursoriales.

Sin embargo, no todas las adaptaciones postcraneales de las hienas modernas están relacionadas con su locomoción cursorial sino que se han interpretado especializaciones en su anatomía relacionadas con la capacidad de cargar grandes fragmentos de sus presas y carroña (Spoor y Badoux, 1988). Entre las características de las cinturas pélvicas, la notable expansión del ilion parece relacionada con esta función y es significativo que en el pequeño *Proteles*, de dieta insectívora, dicha característica está mucho menos desarrollada que en las verdaderas hienas.

Entre las hienas modernas de mayor tamaño, el hecho de que el ilion esté más expandido en *Hyaena hyaena* que en *Crocuta crocuta* también se podría deber a que la primera es más un carroñero puro que, con mucha frecuencia, arrastra restos de carcasas, en comparación con *C. crocuta* que consume la mayoría de la carcasa de sus presas en el lugar donde las abate o las encuentra. La expansión moderada del ilion de *Chasmaporthetes lunensis* (Schaub, 1941) sugiere una menor capacidad de cargar con la comida que en estas últimas hienas y es compatible con otros hábitos deducidos para esta especie, como que era un cazador activo (Kurtén y Werdelin, 1988). El parecido de la pelvis de *Ikelohyaena abronia* (Hendey, 1974) con *Parahyaena brunnea* sugiere que compartían hábitos similares, más netamente carroñeros que la actual *C. crocuta*.

#### **8.3.4. Resultados**

El estudio de la morfología de las cinturas escapular y pélvica de *Protictitherium crassum* indica que su medio de locomoción era muy diferente de los aeluroideos escansoriales y arbóreos y que corresponde más con la categoría de locomoción terrestre o cursorial. Existe un gran parecido en tamaño y forma de las escápulas y las

pelvis de *Protictitherium crassum* con las de los aeluroideos actuales *Civettictis* e *Ichneumia*, así como con cánidos de pequeño tamaño, lo que indica que se trataba de un carnívoro moderadamente cursorial que podría haber habitado medios boscosos relativamente abiertos y recorrer territorios muy amplios.

Con respecto al ancestro del grupo, las adaptaciones terrestres sugieren un largo proceso evolutivo desde un hipotético antepasado de hábitos arbóreos. Y con respecto a las especies posteriores dentro de la familia Hyaenidae, se observa que se produjo un refuerzo de las capacidades locomotoras terrestres, con el desarrollo de escápulas altas e ilion expandidos, exagerado este último carácter por la capacidad de arrastrar grandes fragmentos de las carcasas de sus presas muy desarrollada en algunos de los taxones más derivados. Esta peculiar adaptación ha llevado a las hienas a desarrollar las cinturas pélvicas más especializadas del Suborden Feliformia.

#### 8.4. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anyonge, W. 1993.** Body mass in large extant and extinct carnivores. *Journal of Zoology* 231: 339-350.
- Anyonge, W. 1996.** Locomotor behaviour in Plio-Pleistocene sabre-tooth cats: a biomechanical analysis. *Journal of Zoology* 238: 395-413.
- Barone, R. 1989.** *Anatomie comparée des mammifères domestiques*. Vigot, Paris. Tomo I. 761 pp y Tomo II. 984 pp.
- Davis, D.D. 1964.** The giant panda: a morphological study of evolutionary mechanisms. *Fieldiana: Zoology Memoirs* 3: 1-339.
- English, A.W. 1978.** Functional analysis of the shoulder girdle of cats during locomotion. *Journal of Morphology* 156: 279-292.
- Ewer, R.F. 1973.** *The carnivores*. Cornell University Press, London. 494 pp.
- Figueirido, B.; Pérez-Claros, J.A.; Hunt, R.M.Jr. y Palmqvist, P. 2011.** Body mass estimation in amphicyonid carnivorous mammals: A multiple regression approach from the skull and skeleton. *Acta Palaeontologica Polonica* 56: 225-246.
- Fortelius, M. 1990.** Problems with using fossil teeth to estimate body sizes of extinct mammals. In: J. Damuth and B.J. MacFadden (eds.), *Body Size in Mammalian Paleobiology*, Cambridge University Press, Cambridge. 207-228
- Garland, T.JR. y Janis, C.M. 1993.** Does metatarsal/femur ratio predict maximal running speed in cursorial mammals?. *Journal of Zoology* 229: 133-151.
- Gaudry, A. 1862-1867.** *Animaux fossiles et géologie de l'Attique*. Paris. 475 pp.
- Gonyea, W.J. 1976a.** Behavioral implications of Saber-Toothed felid morphology. *Paleobiology* 2: 332-342.
- Gonyea, W.J. 1976b.** Adaptive differences in the body proportions of large felids. *Acta Anatomica* 96: 81-96.
- Gray, J.E. 1930.** *Spicilegia zoologica; or original figures and short systematic description of new and unfigured animals*. Treutel, Würtz and Co., and W. Wood, London. 12 pp.
- Hendey, Q.B. 1974.** The late cenozoic carnivora from the South Western Cape province. *Annals of the South African Museum* 63: 1-369.
- Hildebrand, M. 1954.** *Comparative morphology of the body skeleton in recent canidae*. Univ. of California Press 52: 399-470.
- Hildebrand, M. 1988.** *Analysis of vertebrate structure*. Wiley. New York. 701 pp.
- Howell, A.B. 1944.** *Speed in Animals*. Haffner, New York, 270 pp.
- Hunt, R.M.Jr. 1987.** Evolution of the Aeluroid carnivora: Significance of auditory structure in the nimravid cat *Dinictis*. *American Museum Novitates* 2886: 1-74.

- Hunt, R.M.Jr. y Tedford, R.H. 1993.** Phylogenetic relationships within the aeluroid carnivora and implications of their temporal and geographic distribution. pp:53-73. In: Szalay, F.S., Novacek, M.J. y McKenna (eds.), *Mammal Phylogeny-Placentals*. Springer verlag, New York. 321 pp.
- Hunt, R.M.Jr. 2002.** Intercontinental migration of neogene amphicyonids (Mammalia, Carnivora): appearance of the eurasian beardedog *Ysengrinia* in north America. *American Museum Novitates* 3384: 1-53.
- Hunt, R.M.Jr. 2003.** Intercontinental migration of large mammalian carnivores: earliest occurrence of the old World beardedog *Amphicyon* (Carnivora, Amphicyonidae) in north America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 279: 77-115.
- Hunt, R.M.Jr. 2009.** Long-legged pursuit carnivorans (Amphicyonidae, Daphoeninae) from the early Miocene of north America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 318: 1-95.
- Hunt, R.M.Jr. 2011.** Evolution of large carnivores during the mid-cenozoic of north America: The Temnocyonine radiation (Mammalia, Amphicyonidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 358: 1-153.
- Iwaniuk, A.N.; Pellis, S.M. y Whishaw, I.Q. 1999.** The relationships between forelimb morphology and behaviour in north American carnivores (Carnivora). *Canadian Journal of Zoology* 77: 1064-1074.
- Jenkins, F.A. JR. y Camazine S.M. 1977.** Hip structure and locomotion in ambulatory and cursorial carnivores. *Journal of Zoology*, London 181: 351-370.
- Khomenko, I.P. 1932.** Hyaena borissiaki n. sp. iz russil'onskoj fauny Bessarabii. [Hyaena borissiaki n. sp. from the Rousillon-fauna of Bessarabia]. *Travaux de l'Institut Paléozoologique de l'Academie des Sciences de l'U.R.S.S* 1: 81-134.
- Kurtén, B. y Werdelin, L. 1988.** A review of the genus *Chasmaporthetes* Hay, 1921 (Carnivora, Hyaenidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 8, 1: 46-66.
- Laborde, C. 1987.** Caractères d'adaptation des membres au mode de vie arboricole chez *Cryptoprocta ferox* par comparaison avec d'autres Carnivores Viverridés. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, Paris, 13 Sér. 8: 25-39.
- Meachen-Samuels, J. y Van Valkenburgh, B. 2009.** Craniodental indicators of prey size preference in the Felidae. *Biological Journal of the Linnean Society* 96: 784-799.
- Nowak, R.M. y Paradiso, J.L. 1983.** Walker's Mammals of the World, Johns Hopkins University Press, Baltimore, Volume II. 1362 pp.
- Pei, W.C. 1934.** On the carnivora from locality 1 of ChouKoutien. *Paleontología Sinica*. Ser. C. 8: 1-166.
- Pilgrim, G.E. 1931.** *Catalogue of the pontian Carnivora of Europe*. London. 174 pp.
- Ruff, C.B., Walker, A. y Teaford, M.F. 1989.** Body mass, sexual dimorphism and femoral proportions of *Proconsul* from Rusinga and Mfwangano Islands, Kenya. *Journal of Human Evolution* 18: 515-536.

- Salesa, M.J. 2002.** Estudio Anatómico, biomecánico, Paleoecológico y Filogenético de *Paramachairodus ogygia* (kaup,1832) Pilgrim, 1913 (Felidae, Machairodontinae) del yacimiento vallesiense (Mioceno superior) de batallones-1 (Torrejón de Velasco, Madrid). Tesis doctoral, Facultad de Ciencias biológicas, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, Spain, 371 pp.
- Schaub, S. 1941.** Ein Neues Hyaenidengenue von der Montagne de Perrier. *Eclogae geologicae Helveticae* 34, 2: 279-286.
- Scott, K.M. 1990.** Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass. In: J. Damuth and B.J. MacFadden (eds.), *Body Size in Mammalian Paleobiology*, Cambridge University Press, Cambridge 301-335.
- Spoor, C.F. 1985.** Body proportions in Hyaenidae. *Anatomischer Anzeiger* 160: 215-220.
- Spoor, C.F. y Badoux, D. M. 1986.** Descriptive and functional myology of the neck and forelimb of the striped hyena (*Hyaena hyaena*, L. 1758). *Anatomischer Anzeiger*, Jena 161: 375-387.
- Spoor, C.F. y Badoux, D. M. 1988.** Descriptive and functional myology of the back and hindlimb of the striped hyena (*Hyaena hyaena*, L. 1758) *Anatomischer Anzeiger*, Jena 167: 313-321.
- Thackeray, J.F. y Kieser, J.A. 1992.** Body mass and carnassial length in modern and fossil carnivores. *Annals of the Transvaal Museum* 35: 337-341.
- Taylor, M.E. 1970.** Locomotion in some East African viverrids. *Journal of Mammalogy* 51: 42-51.
- Taylor, M.E. 1974.** The functional anatomy of the forelimb of some African Viverridae (Carnivora). *Journal of Morphology* 143: 307-336.
- Taylor, M.E. 1976.** The functional anatomy of the hindlimb of some African Viverridae (Carnivora). *Journal of Morphology* 148: 227-254.
- Taylor, M.E. 1989.** Locomotor adaptations by carnivores. pp: 382-409. In; Gittleman, J.L. (ed.), *Carnivore behavior, ecology and evolution*. Comstock, New York. 620 pp.
- Van Valkenburgh, B. 1987.** Skeletal indicators of locomotor behavior in living and extinct carnivores. *Journal of Vertebrate Paleontology* 7, 2: 162-182.
- Van Valkenburgh, B. 1990** Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores, Damuth, J. and B. MacFadden, Eds. *Body Size in Mammalian Paleobiology* 181-205 pp.
- Walker, R. 1985.** *A guide to post-cranial bones of East-African animals*. Hylochoerus Press, Norwich, England. 285 pp.
- Wang, X. 1993.** Transformation from plantigrady to digitigrady: Functional morphology of locomotion in *Hesperocyon* (Canidae: Carnivora). *American Museum Novitates* 3069: 1-23.

- Werdelin, L. y Solounias, L. 1991.** The Hyaenidae: Taxonomy, systematics and evolution. *Fossils and Strata*, 30. 104 pp.
- Wilson, D.E. y Mittermeier, R.A (Eds). 2009.** *Handbook of the mammals of the world*. Vol. 1. Carnivores. Lynx Edicions, Barcelona, 727 pp.





*Ilustración de Mauricio Antón*

## CONCLUSIONES





## 9. CONCLUSIONES

---

El estudio de los fósiles de *Protictitherium crassum* provenientes del Sistema de yacimientos vallesienses (MN 10) del Cerro de los Batallones (Madrid, España) ha servido para caracterizar su anatomía con gran precisión gracias a la abundancia de restos (más de 700 elementos anatómicos fósiles, sin contar con la dentición), la excelente representación de las distintas partes de su anatomía (95 % del esqueleto, muchos de ellos completos y en conexión anatómica), el gran número de individuos representados en la muestra: al menos 33 individuos (16 en Batallones 1, 14 en batallones 3 y 3 en el yacimiento de Batallones 10) y el excepcional estado de conservación de los fósiles, que mejoran ostensiblemente el registro fósil obtenido hasta el momento para esta especie.

### SISTEMÁTICA

El elemento con mayor valor taxonómico corresponde a la dentición, especialmente los m1 y P4. Una vez comparada la relación Longitud/Anchura y Longitud/Longitud del talónido en los m1, se observa que existe un gran rango de variabilidad intraespecífica dentro de los yacimientos mejor representados, Batallones 1 y Batallones 3. Los tamaños de la dentición (m1, p4, p3, p2) de ambos yacimientos se solapan, aunque se observa que *Protictitherium crassum* de Batallones 3, más moderno, es ligeramente menor. Estas variaciones no son suficientes para distinguir más de una especie pero podrían indicar una reducción de la talla a lo largo del Vallesiense. Por otra parte, la distribución de tamaños no se agrupa en dos poblaciones sino que es gradual, lo que sugiere que no habría dimorfismo sexual dentro de la especie.

Cuando se comparan los ejemplares de *Protictitherium crassum* de Batallones 1 y 3 con los *Protictitherium* de otros yacimientos de Europa y Turquía se observa que la mayoría de los restos de estos últimos se incluyen en el rango de tamaños de los del Cerro de los Batallones, confirmando la gran variabilidad dentro del género y que, por lo tanto, varias de las especies definidas en el Aragoniense superior al Turoliense inferior de Europa y Turquía son indistinguibles de *Protictitherium crassum*. Por lo tanto, el resultado de nuestro análisis sistemático basado en la dentición sería la sinonimización de las especies *P. gaillardi*, *P. llopisi*, *P. aegeum*, *P. thesalonikensis*, *P. csakvareense* (poco caracterizada) y *P. sumegense* (previamente considerada *nomen dubium*) dentro de *Protictitherium crassum*.

Los ejemplares de menor tamaño que *P. crassum* incluidos en el análisis corresponden a los yacimientos de La Retama y Mesegar, del Aragoniense medio e inferior, respectivamente, que coinciden en talla con los ejemplares del yacimiento de Çandır (Turquía) por lo que, como éste, deben ser atribuidas a *P. intermedium*. La segunda excepción es el yacimiento de Yeni Eskisihar, descrito como *P. cingulatum*, que se mantiene aunque este taxón requiere una revisión más profunda. Por último, se observan ejemplares de los yacimientos de Santiga y Can Llobateras que presentan una talla notablemente mayor que *P. crassum*, para los que la hipótesis más probable es su pertenencia a la especie *Progenetta montadai*.

La distribución paleogeográfica y temporal de las mencionadas especies indica que *Protictitherium crassum* fue el hiénido dominante en Europa durante 12 Ma. Su presencia se inicia en la biozona MN 4 en Francia Alemania y Grecia y posteriormente se extiende a la Península Ibérica en MN 5, alcanzando Turquía en la MN 6. *Protictitherium crassum* desaparece de Europa a finales del Turoliense (MN 11) a excepción de Grecia donde se mantiene hasta el Mesiniense (MN 13). Por su parte, *P. intermedium* parece seguir una migración oeste-este desde el suroeste de Europa en la MN 5 hasta Turquía en la MN 6.

La región auditiva de los hiénidos y en este caso de *Protictitherium crassum*, resulta un carácter diagnóstico importante, especialmente por la forma y estructura de la bulla timpánica. En *P. crassum* la bulla timpánica presenta dos cámaras con un ectotimpánico muy desarrollado que envuelve al entotimpánico, confirmando que la morfología básica y característica de la región auditiva de los Hyaenidae ya estaba configurada en el Mioceno medio. La cámara anterior está notablemente desarrollada en comparación con la posterior, que queda parcialmente cubierta por ella y penetra en la región mastoidea. Estas características lo relacionan estrechamente con *Tungurictis*, género con el que se podría proponer una sinonimización, dado que además de los caracteres de la región auditiva comparte otros de la dentición. Con respecto al hueso petroso, éste no se encuentra bien conservado en los restos fósiles, pero su comparación con las especies de carnívoros actuales indica que la forma en *Protictitherium crassum* es próxima a la de las familias actuales Viverridae y Herpestidae, a pesar de las grandes diferencias de sus bullas timpánicas. Aunque esto indicaría que el petroso conservó los caracteres primitivos en mayor medida que la bulla timpánica, su forma se encuentra ya en la línea de las hienas actuales, confirmando el carácter hiénido de esta especie.

Los fósiles estudiados permiten por primera vez determinar el número y distribución de las vértebras del esqueleto axial de *Protictitherium crassum*, que muestra la fórmula: 7 cervicales, 13 torácicas, 7 lumbares, 3 sacras y un número

mínimo de 13 caudales, indicando que la reducción de vértebras lumbares típica de los hiénidos (4-5) no se había producido aún.

## ANÁLISIS FILOGENÉTICOS

Se han llevado a cabo tres análisis filogenéticos para clarificar la situación de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones en el contexto de la familia Hyaenidae y su relación dentro del suborden Feliformia. Los árboles filogenéticos efectuados en esta tesis han actualizado a los anteriores realizados por otros autores.

El primer análisis se ha basado en los caracteres morfológicos de la dentición. Se ha partido de una matriz de datos con 54 caracteres y 15 taxones, con *Protictis schaffi* (Familia extinta Viverravidae) como grupo externo (Outgroup). Se han seleccionado carnívoros del suborden Feliformia con representantes actuales (Familia Felidae, Herpestidae, Eupleridae, Viverridae y Prionodontidae). Además, se han incluido especies fósiles: Familia Viverravidae (*Protictis schaffi*) y Familia Hyaenidae (*Ictitherium gaudryi*, *Hyaenatherium wongii* e *Hyanictitherium hyaenoides*) junto con *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones.

Los resultados obtenidos son dos conjuntos de taxones bien agrupados formando un clado monofilético, el grupo de los Herpestidae y el de los Hyaenidae. El resto de los taxones queda sin resolver, aunque todos ellos se unen en un clado que muestra una relación de grupo hermano con *Fossa* (Familia Eupleridae). En este análisis *Protictitherium crassum* aparece dentro de la familia Hyaenidae.

El segundo análisis filogenético se ha basado en los caracteres relacionados con la morfología externa de la región auditiva. En este análisis se ha partido de una matriz de datos con 9 caracteres y 15 taxones, con *Nandinia binotata* como grupo externo (Outgroup). Se ha incluido a las mismas familias de carnívoros del suborden Feliformia de especies actuales (Familia Felidae, Herpestidae, Eupleridae, Viverridae y Prionodontidae) pero se han modificado algunas especies. Además de éstas, se han incluido las mismas tres especies extintas de la familia Hyaenidae que en análisis anterior (*Ictitherium gaudryi*, *Hyaenatherium wongii*, e *Hyanictitherium hyaenoides*) junto con *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones.

Los resultados obtenidos agrupan a dos conjuntos de taxones: Herpestidae e Hyaenidae, formando un grupo monofilético, mientras que el resto de los taxones queda sin resolver. En este análisis el origen de los hiénidos permanece abierto, pero la relación más plausible de la familia Hyaenidae con los otros Feliformia es una relación de grupos hermanos entre Hyaenidae y el clado formado por Eupleridae-Herpestidae-Viverridae. A su vez, este clado formado por los grupos Hyaenidae + Eupleridae-Herpestidae-Viverridae sería grupo hermano con los Felidae, aunque

existen datos que sugieren que la separación de estos dos grupos se produjo en una fase muy temprana de la evolución. En este análisis *Protictitherium crassum* aparece asociado con los demás hiénidos (*Ictitherium*, *Hyaenotherium* e *Hyaenictitherium*) lo que, una vez más, confirma su inclusión en la familia Hyaenidae.

El tercer análisis se ha basado en los caracteres morfológicos del cráneo, mandíbula y dentición definidos por Werdelin y Solounias (1991). En este caso todos los taxones corresponden a la familia Hyaenidae y se ha utilizado como grupo externo (Outgroup) a *Viverra tungalunga*. Los resultados obtenidos muestran a *P. crassum* en la base del cladograma de los hiénidos, teniendo como grupo hermano a un clado que incluye a *Plioviverrops orbigny* y *Tungurictis spocki*. *P. orbigny* (MN 10-12) es un hiénido que presenta un conjunto de caracteres primitivos, mientras que *T. spocki* (MN 8) comparte autapomorfías que, como hemos mencionado, han llevado a otros autores a proponer una sinonimia con *P. crassum*. Los resultados de este análisis filogenético concluyen que *Protictitherium crassum* es un miembro primitivo de la familia Hyaenidae que comparte muchas de las autapomorfías que definen el grupo.

## PALEOBIOLOGÍA

La masa corporal se ha estimado utilizando varios métodos del que ha resultado más coherente el de Van Valkenburgh (1990) con pesos estimados de entre 6 y 7 Kg. Se observa una pequeña diferencia en la masa corporal entre los ejemplares de los yacimientos Batallones 1 (7.00 Kg) y Batallones 3 (6.09 Kg). Esta probable reducción en la masa de *Protictitherium crassum* a lo largo del Vallesiense podría asociarse a factores ambientales.

Los índices crural, braquial e intermembral indican una locomoción cursorial, coherente con los datos obtenidos de las cinturas escapular y pélvica que indican que la locomoción se asemeja a la de los aleuroideos terrestres como vivérridos y herpéstidos, así como a pequeños cánidos. Sin embargo, tanto la anatomía del húmero como del fémur de *Protictitherium crassum* indican que su condición cursorial era moderada, intermedia entre los félidos y los cánidos.

## 10. APÉNDICE

Estadísticas de grupo

| Código de Yacimiento | N     | Media | Desviación estándar | Media de error estándar |
|----------------------|-------|-------|---------------------|-------------------------|
| L                    | BAT-1 | 16    | 13,61019            | ,859888                 |
|                      | BAT-3 | 7     | 12,61714            | ,739926                 |
| A                    | BAT-1 | 16    | 6,34131             | ,640960                 |
|                      | BAT-3 | 7     | 6,31429             | ,412547                 |
| L Talónido           | BAT-1 | 16    | 4,91750             | ,687476                 |
|                      | BAT-3 | 7     | 5,09286             | ,361465                 |
| A Talónido           | BAT-1 | 16    | 4,17681             | ,948423                 |
|                      | BAT-3 | 7     | 5,17429             | ,428052                 |
| h PROTOCÓNIDO        | BAT-1 | 16    | 7,67169             | 1,081222                |
|                      | BAT-3 | 6     | 6,98333             | 1,450057                |
| h PARACÓNIDO         | BAT-1 | 16    | 7,30500             | 1,141370                |
|                      | BAT-3 | 7     | 6,66143             | 1,128132                |
| h METACÓNIDO         | BAT-1 | 16    | 5,83238             | ,788430                 |
|                      | BAT-3 | 7     | 5,94429             | ,956432                 |
| h ENTOCÓNIDO         | BAT-1 | 15    | 5,16107             | ,986028                 |
|                      | BAT-3 | 7     | 5,25429             | 1,055870                |
| h HIPOCÓNIDO         | BAT-1 | 14    | 3,71907             | 1,057659                |
|                      | BAT-3 | 5     | 4,05200             | ,825209                 |
| h HIPOCONÚLIDO       | BAT-1 | 16    | 4,37400             | ,767905                 |
|                      | BAT-3 | 5     | 4,62400             | ,585303                 |
| Ángulo alfa          | BAT-1 | 15    | 40,91133            | 5,294683                |
|                      | BAT-3 | 3     | 45,83000            | 4,429684                |

Tabla 10.1. Tabla de la estadística descriptiva del molar inferior m1 de *Protictitherium crassum* de los yacimientos del Cerro de los Batallones 1 y 3.

**Prueba de muestras independientes**

|                |                                | Prueba de Levene de calidad de varianzas |      | prueba t para la igualdad de medias |        |                  |                      |                              |  |          |
|----------------|--------------------------------|--|------|-------------------------------------|--------|------------------|----------------------|------------------------------|--|----------|
|                |                                | F  | Sig. | t                                   | gl     | Sig. (bilateral) | Diferencia de medias | Diferencia de error estándar | 95% de intervalo de confianza de la diferencia |          |
|                |                                |  |      |                                     |        |                  |                      |                              | Inferior                                       | Superior |
| L              | Se asumen varianzas iguales    | ,474                                     | ,499 | 2,649                               | 21     | ,015             | ,993045              | ,374943                      | ,213308  | 1,772781 |
|                | No se asumen varianzas iguales |  |      | 2,815                               | 13,324 | ,014             | ,993045              | ,352741                      | ,232876  | 1,753213 |
| A              | Se asumen varianzas iguales    | 3,054                                    | ,095 | ,102                                | 21     | ,920             | ,027027              | ,265043                      | -,524161                                       | ,578214  |
|                | No se asumen varianzas iguales |  |      | ,121                                | 17,540 | ,905             | ,027027              | ,223585                      | -,443594                                       | ,497647  |
| L Talónido     | Se asumen varianzas iguales    | 4,351                                    | ,049 | -,632                               | 21     | ,534             | -,175357             | ,277475                      | -,752397                                       | ,401683  |
|                | No se asumen varianzas iguales |  |      | -,799                               | 19,991 | ,434             | -,175357             | ,219555                      | -,633354                                       | ,282639  |
| A Talónido     | Se asumen varianzas iguales    | 2,362                                    | ,139 | -2,641                              | 21     | ,015             | -,997473             | ,377748                      | -1,783043                                      | -,211903 |
|                | No se asumen varianzas iguales |  |      | -3,475                              | 20,895 | ,002             | -,997473             | ,287045                      | -1,594597                                      | -,400349 |
| h PROTOCÓNIDO  | Se asumen varianzas iguales    | ,642                                     | ,433 | 1,214                               | 20     | ,239             | ,688354              | ,566916                      | -,494213                                       | 1,870921 |
|                | No se asumen varianzas iguales |  |      | 1,058                               | 7,198  | ,324             | ,688354              | ,650776                      | -,841948                                       | 2,218657 |
| h PARACÓNIDO   | Se asumen varianzas iguales    | ,490                                     | ,492 | 1,248                               | 21     | ,226             | ,643571              | ,515520                      | -,428512                                       | 1,715654 |
|                | No se asumen varianzas iguales |  |      | 1,254                               | 11,643 | ,234             | ,643571              | ,513061                      | -,478104                                       | 1,765247 |
| h METACÓNIDO   | Se asumen varianzas iguales    | ,593                                     | ,450 | -,294                               | 21     | ,772             | -,111911             | ,380597                      | -,903406                                       | ,679584  |
|                | No se asumen varianzas iguales |  |      | -,272                               | 9,753  | ,791             | -,111911             | ,411742                      | -1,032487                                      | ,808666  |
| h ENTOCÓNIDO   | Se asumen varianzas iguales    | ,036                                     | ,851 | -,202                               | 20     | ,842             | -,093219             | ,461166                      | -1,055194                                      | ,868756  |
|                | No se asumen varianzas iguales |  |      | -,197                               | 11,090 | ,847             | -,093219             | ,473374                      | -1,134075                                      | ,947637  |
| h HIPOCÓNIDO   | Se asumen varianzas iguales    | ,988                                     | ,334 | -,634                               | 17     | ,534             | -,332929             | ,525052                      | -1,440691                                      | ,774834  |
|                | No se asumen varianzas iguales |  |      | -,716                               | 9,106  | ,492             | -,332929             | ,464862                      | -1,382659                                      | ,716802  |
| h HIPOCONÚLIDO | Se asumen varianzas iguales    | 1,072                                    | ,313 | -,665                               | 19     | ,514             | -,250000             | ,375679                      | -1,036306                                      | ,536306  |
|                | No se asumen varianzas iguales |  |      | -,770                               | 8,783  | ,461             | -,250000             | ,324609                      | -,987092                                       | ,487092  |
| Ángulo alfa    | Se asumen varianzas iguales    | ,307                                     | ,587 | -1,497                              | 16     | ,154             | -4,918667            | 3,285253                     | -11,883092                                     | 2,045759 |
|                | No se asumen varianzas iguales |  |      | -1,696                              | 3,268  | ,181             | -4,918667            | 2,899933                     | -13,733662                                     | 3,896328 |

Tabla 10.2. Tabla de test de Levene para el molar inferior m1.

**Estadísticas de grupo**

| codyac |       | N  | Media   | Desviación<br>estándar | Media de error<br>estándar |
|--------|-------|----|---------|------------------------|----------------------------|
| L      | BAT-1 | 22 | 99,4950 | 4,93217                | 1,05154                    |
|        | BAT-3 | 9  | 89,9222 | 3,72403                | 1,24134                    |
| Lc     | BAT-1 | 23 | 95,6270 | 4,67286                | ,97436                     |
|        | BAT-3 | 12 | 85,2858 | 12,74131               | 3,67810                    |
| Ld     | BAT-1 | 27 | 51,4289 | 4,72819                | ,90994                     |
|        | BAT-3 | 16 | 48,8769 | 3,31346                | ,82837                     |
| Lp4-m1 | BAT-1 | 25 | 49,5856 | 4,11691                | ,82338                     |
|        | BAT-3 | 16 | 43,7106 | 3,96891                | ,99223                     |
| H1     | BAT-1 | 21 | 40,2848 | 2,58590                | ,56429                     |
|        | BAT-3 | 12 | 38,6267 | 3,11435                | ,89904                     |
| H2     | BAT-1 | 22 | 18,2000 | 1,26794                | ,27033                     |
|        | BAT-3 | 13 | 15,9669 | 1,34528                | ,37311                     |
| H3     | BAT-1 | 20 | 40,1355 | 2,49612                | ,55815                     |
|        | BAT-3 | 11 | 35,1936 | 1,70746                | ,51482                     |
| Hc     | BAT-1 | 28 | 10,6389 | ,86091                 | ,16270                     |
|        | BAT-3 | 17 | 10,5076 | 1,87099                | ,45378                     |
| Hp4-m1 | BAT-1 | 28 | 15,8929 | 1,30532                | ,24668                     |
|        | BAT-3 | 17 | 14,4859 | 1,31440                | ,31879                     |

Tabla 10.3. Tabla de la estadística descriptiva de la mandíbula de *Protictitherium crassum* de los yacimientos del Cerro de los Batallones 1 y 3.



**Prueba de muestras independientes**

|        |                                | Prueba de Levene de homogeneidad de varianzas |      | prueba t para la igualdad de medias |        |                  |                      |                              |  |          |
|--------|--------------------------------|---|------|-------------------------------------|--------|------------------|----------------------|------------------------------|--|----------|
|        |                                | F   | Sig. | t                                   | gl     | Sig. (bilateral) | Diferencia de medias | Diferencia de error estándar | 95% de intervalo de confianza de la diferencia |          |
|        |                                |   |      |                                     |        |                  |                      |                              | Inferior                                       | Superior |
| L      | Se asumen varianzas iguales    | ,156  | ,696 | 5,225                               | 29     | ,000             | 9,57278              | 1,83221                      | 5,82550  | 13,32006 |
|        | No se asumen varianzas iguales |   |      | 5,884                               | 19,730 | ,000             | 9,57278              | 1,62686                      | 6,17623  | 12,96932 |
| Lc     | Se asumen varianzas iguales    | 2,279   | ,141 | 3,504                               | 33     | ,001             | 10,34112             | 2,95097                      | 4,33732  | 16,34493 |
|        | No se asumen varianzas iguales |   |      | 2,718                               | 12,567 | ,018             | 10,34112             | 3,80497                      | 2,09211  | 18,59014 |
| Ld     | Se asumen varianzas iguales    | ,007  | ,932 | 1,896                               | 41     | ,065             | 2,55201              | 1,34571                      | -,16570  | 5,26973  |
|        | No se asumen varianzas iguales |   |      | 2,074                               | 39,695 | ,045             | 2,55201              | 1,23052                      | ,06445   | 5,03958  |
| Lp4-m1 | Se asumen varianzas iguales    | ,647  | ,426 | 4,519                               | 39     | ,000             | 5,87498              | 1,30003                      | 3,24541  | 8,50454  |
|        | No se asumen varianzas iguales |   |      | 4,556                               | 32,993 | ,000             | 5,87498              | 1,28937                      | 3,25171  | 8,49824  |
| H1     | Se asumen varianzas iguales    | ,587  | ,449 | 1,645                               | 31     | ,110             | 1,65810              | 1,00779                      | -,39730  | 3,71349  |
|        | No se asumen varianzas iguales |   |      | 1,562                               | 19,693 | ,134             | 1,65810              | 1,06146                      | -,55828  | 3,87447  |
| H2     | Se asumen varianzas iguales    | ,118  | ,733 | 4,923                               | 33     | ,000             | 2,23308              | ,45358                       | 1,31026  | 3,15590  |
|        | No se asumen varianzas iguales |   |      | 4,847                               | 24,109 | ,000             | 2,23308              | ,46075                       | 1,28236  | 3,18379  |
| H3     | Se asumen varianzas iguales    | 4,431   | ,044 | 5,837                               | 29     | ,000             | 4,94186              | ,84668                       | 3,21021  | 6,67352  |
|        | No se asumen varianzas iguales |   |      | 6,508                               | 27,400 | ,000             | 4,94186              | ,75932                       | 3,38493  | 6,49880  |
| Hc     | Se asumen varianzas iguales    | 7,128   | ,011 | ,321                                | 43     | ,750             | ,13128               | ,40882                       | -,69319  | ,95575   |
|        | No se asumen varianzas iguales |   |      | ,272                                | 20,180 | ,788             | ,13128               | ,48207                       | -,87372  | 1,13628  |
| Hp4-m1 | Se asumen varianzas iguales    | ,189  | ,666 | 3,497                               | 43     | ,001             | 1,40697              | ,40239                       | ,59548   | 2,21847  |
|        | No se asumen varianzas iguales |   |      | 3,491                               | 33,731 | ,001             | 1,40697              | ,40309                       | ,58756   | 2,22639  |

Tabla 10.4. Tabla de test de Levene para la mandíbula.

**Estadísticas de grupo**

| YACIMIENTO | N     | Media | Desviación estándar | Media de error estándar |
|------------|-------|-------|---------------------|-------------------------|
| long       | BAT-1 | 21    | 107,2348            | 4,88539                 |
|            | BAT-3 | 2     | 101,0600            | 8,21658                 |
| ph1        | BAT-1 | 24    | 25,0871             | 1,75470                 |
|            | BAT-3 | 1     | 23,2800             | ,35818                  |
| ph2        | BAT-1 | 22    | 15,1955             | 1,11847                 |
|            | BAT-3 | 1     | 13,3200             | ,23846                  |
| ph3        | BAT-1 | 23    | 15,3639             | ,94074                  |
|            | BAT-3 | 1     | 12,8300             | ,19616                  |
| ph4        | BAT-1 | 23    | 19,5330             | 1,51271                 |
|            | BAT-3 | 1     | 14,4900             | ,31542                  |
| anch       | BAT-1 | 28    | 20,6104             | 1,65718                 |
|            | BAT-3 | 4     | 19,0675             | ,86700                  |
| dh2        | BAT-1 | 28    | 13,6114             | 1,13036                 |
|            | BAT-3 | 4     | 13,4900             | ,53709                  |
| dh3        | BAT-1 | 28    | 7,7264              | ,40699                  |
|            | BAT-3 | 4     | 7,4600              | ,23195                  |
| dh4        | BAT-1 | 27    | 13,6904             | 1,46497                 |
|            | BAT-3 | 4     | 12,5400             | ,34766                  |

Tabla 10.5. Tabla de la estadística descriptiva del número de *Protictitherium crassum* de los yacimientos del Cerro de los Batallones 1 y 3.

|     |                                | Prueba de Levene de homogeneidad de varianzas |      | prueba t para la igualdad de medias |        |                  |                      |                              |  |          |
|-----|--------------------------------|---|------|-------------------------------------|--------|------------------|----------------------|------------------------------|--|----------|
|     |                                | F   | Sig. | t                                   | gl     | Sig. (bilateral) | Diferencia de medias | Diferencia de error estándar | 95% de intervalo de confianza de la diferencia |          |
|     |                                |   |      |                                     |        |                  |                      |                              | Inferior                                       | Superior |
| I   | Se asumen varianzas iguales    | ,239  | ,630 | 1,768                               | 20     | ,092             | 7,36875              | 4,16699                      | -1,32344                                       | 16,06094 |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 1,612                               | 7,699  | ,147             | 7,36875              | 4,56990                      | -3,24154                                       | 17,97904 |
| pf1 | Se asumen varianzas iguales    | ,043  | ,837 | 1,516                               | 22     | ,144             | 1,37605              | ,90766                       | -,50631  | 3,25841  |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 1,450                               | 10,266 | ,177             | 1,37605              | ,94914                       | -,73137  | 3,48347  |
| pf2 | Se asumen varianzas iguales    | ,277  | ,604 | 1,690                               | 23     | ,105             | ,66971               | ,39625                       | -,14999  | 1,48940  |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 1,723                               | 14,478 | ,106             | ,66971               | ,38873                       | -,16146  | 1,50087  |
| df1 | Se asumen varianzas iguales    | ,523  | ,477 | 1,547                               | 22     | ,136             | 1,24722              | ,80614                       | -,42460  | 2,91905  |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 1,840                               | 12,244 | ,090             | 1,24722              | ,67784                       | -,22641  | 2,72085  |
| df2 | Se asumen varianzas iguales    | ,925  | ,347 | 1,871                               | 22     | ,075             | 1,62222              | ,86708                       | -,17599  | 3,42043  |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 2,554                               | 17,488 | ,020             | 1,62222              | ,63511                       | ,28509   | 2,95935  |
| df3 | Se asumen varianzas iguales    | ,000  | ,998 | ,619                                | 22     | ,542             | ,35667               | ,57586                       | -,83759  | 1,55093  |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | ,628                                | 8,806  | ,546             | ,35667               | ,56818                       | -,93298  | 1,64631  |

Tabla 10.6. Tabla de test de Levene para el número.

**Estadísticas de grupo**

| codyac |       | N  | Media   | Desviación estándar | Media de error estándar |
|--------|-------|----|---------|---------------------|-------------------------|
| L      | BAT-1 | 24 | 93,1546 | 18,40267            | 3,75643                 |
|        | BAT-3 | 6  | 86,7950 | 8,93190             | 3,64643                 |
| LP     | BAT-1 | 24 | 10,5179 | ,66243              | ,13522                  |
|        | BAT-3 | 6  | 9,4033  | ,97691              | ,39882                  |
| AP     | BAT-1 | 24 | 6,9471  | ,32233              | ,06580                  |
|        | BAT-3 | 6  | 6,6333  | ,57788              | ,23592                  |
| LD     | BAT-1 | 24 | 13,7308 | ,71915              | ,14680                  |
|        | BAT-3 | 6  | 13,1350 | ,65332              | ,26672                  |
| AD     | BAT-1 | 24 | 9,4304  | ,67081              | ,13693                  |
|        | BAT-3 | 5  | 8,5600  | ,48642              | ,21753                  |

Tabla 10.7. Tabla de la estadística descriptiva del radio de *Protictitherium crassum* de los yacimientos del Cerro de los Batallones 1 y 3.

**Prueba de muestras independientes**

|    | Prueba de Levene de homogeneidad de varianzas |      | prueba t para la igualdad de medias |        |                  |                      |                              |  |          |
|----|---|------|-------------------------------------|--------|------------------|----------------------|------------------------------|--|----------|
|    | F   | Sig. | t                                   | gl     | Sig. (bilateral) | Diferencia de medias | Diferencia de error estándar | 95% de intervalo de confianza de la diferencia |          |
|    |   |      |                                     |        |                  |                      |                              | Inferior                                       | Superior |
| L  | ,085  | ,773 | ,815                                | 28     | ,422             | 6,35958              | 7,80531                      | -9,62887                                       | 22,34804 |
|    |   |      | 1,215                               | 17,065 | ,241             | 6,35958              | 5,23519                      | -4,68248                                       | 17,40165 |
| LP | 1,223   | ,278 | 3,352                               | 28     | ,002             | 1,11458              | ,33256                       | ,43336   | 1,79581  |
|    |   |      | 2,647                               | 6,198  | ,037             | 1,11458              | ,42112                       | ,09206   | 2,13711  |
| AP | 4,174   | ,051 | 1,805                               | 28     | ,082             | ,31375               | ,17379                       | -,04225  | ,66975   |
|    |   |      | 1,281                               | 5,800  | ,249             | ,31375               | ,24492                       | -,29059  | ,91809   |
| LD | ,218  | ,644 | 1,844                               | 28     | ,076             | ,59583               | ,32309                       | -,06598  | 1,25765  |
|    |   |      | 1,957                               | 8,322  | ,085             | ,59583               | ,30445                       | -,10152  | 1,29319  |
| AD | ,937  | ,342 | 2,737                               | 27     | ,011             | ,87042               | ,31797                       | ,21799   | 1,52284  |
|    |   |      | 3,386                               | 7,591  | ,010             | ,87042               | ,25704                       | ,27207   | 1,46876  |

Tabla 10.8. Tabla de test de Levene para el radio.

**Estadísticas de grupo**

| codyac | N     | Media | Desviación estándar | Media de error estándar |
|--------|-------|-------|---------------------|-------------------------|
| L      | BAT-1 | 13    | 110,09308           | 4,891897                |
|        | BAT-3 | 1     | 101,95000           | 1,356768                |
| PU1    | BAT-1 | 18    | 15,68278            | 1,075337                |
|        | BAT-3 | 3     | 14,42333            | 2,124955                |
| PU2    | BAT-1 | 18    | 9,80722             | 1,010072                |
|        | BAT-3 | 3     | 8,20667             | 2,174151                |
| PU3    | BAT-1 | 18    | 10,10389            | ,906721                 |
|        | BAT-3 | 3     | 10,11667            | ,162583                 |
| PU4    | BAT-1 | 14    | 7,83500             | ,726199                 |
|        | BAT-3 | 3     | 7,06333             | ,715006                 |

Tabla 10.9. Tabla de la estadística descriptiva de la ulna de *Protictitherium crassum* de los yacimientos del Cerro de los Batallones 1 y 3.

**Prueba de muestras independientes**

|     |                                | Prueba de Levene de homogeneidad de varianzas |      | prueba t para la igualdad de medias |        |                  |                      |                              |  |           |
|-----|--------------------------------|---|------|-------------------------------------|--------|------------------|----------------------|------------------------------|--|-----------|
|     |                                | F   | Sig. | t                                   | gl     | Sig. (bilateral) | Diferencia de medias | Diferencia de error estándar | 95% de intervalo de confianza de la diferencia |           |
|     |                                |   |      |                                     |        |                  |                      |                              | Inferior                                       | Superior  |
| L   | Se asumen varianzas iguales    |   |      | 1,604                               | 12     | ,135             | 8,143077             | 5,076561                     | -2,917800                                      | 19,203954 |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      |                                     |        |                  | 8,143077             |                              |  |           |
| PU1 | Se asumen varianzas iguales    | 3,542   | ,075 | 1,644                               | 19     | ,117             | 1,259444             | ,766289                      | -,344416                                       | 2,863305  |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 1,005                               | 2,174  | ,413             | 1,259444             | 1,252751                     | -3,737876                                      | 6,256765  |
| PU2 | Se asumen varianzas iguales    | 4,981   | ,038 | 2,161                               | 19     | ,044             | 1,600556             | ,740606                      | ,050449  | 3,150662  |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 1,253                               | 2,146  | ,330             | 1,600556             | 1,277625                     | -3,553011                                      | 6,754122  |
| PU3 | Se asumen varianzas iguales    | 2,166   | ,157 | -,024                               | 19     | ,981             | -,012778             | ,535863                      | -1,134352                                      | 1,108797  |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | -,055                               | 18,378 | ,957             | -,012778             | ,233422                      | -,502456                                       | ,476901   |
| PU4 | Se asumen varianzas iguales    | ,004  | ,948 | 1,674                               | 15     | ,115             | ,771667              | ,461071                      | -,211084                                       | 1,754417  |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 1,692                               | 2,960  | ,191             | ,771667              | ,456158                      | -,691288                                       | 2,234621  |

Tabla 10.10. Tabla de test de Levene para la ulna.

Estadísticas de grupo

| YACIMIENTO | N     | Media | Desviación estándar | Media de error estándar |
|------------|-------|-------|---------------------|-------------------------|
| l          | BAT-1 | 16    | 118,0788            | 8,22941                 |
|            | BAT-3 | 6     | 110,7100            | 9,99537                 |
| pf1        | BAT-1 | 17    | 26,9118             | 1,96106                 |
|            | BAT-3 | 7     | 25,5357             | 2,17313                 |
| pf2        | BAT-1 | 17    | 11,7947             | ,93816                  |
|            | BAT-3 | 8     | 11,1250             | ,89145                  |
| df1        | BAT-1 | 18    | 22,0072             | 1,81572                 |
|            | BAT-3 | 6     | 20,7600             | 1,28757                 |
| df2        | BAT-1 | 18    | 21,5989             | 2,01618                 |
|            | BAT-3 | 6     | 19,9767             | 1,03210                 |
| df3        | BAT-1 | 18    | 14,9517             | 1,22860                 |
|            | BAT-3 | 6     | 14,5950             | 1,19743                 |

Tabla 10.11. Tabla de la estadística descriptiva del fémur de *Protictitherium crassum* de los yacimientos del Cerro de los Batallones 1 y 3.



**Prueba de muestras independientes**

|     |                                | Prueba de Levene de homogeneidad de varianzas |      | prueba t para la igualdad de medias |        |                  |                      |                              |  |          |
|-----|--------------------------------|---|------|-------------------------------------|--------|------------------|----------------------|------------------------------|--|----------|
|     |                                | F   | Sig. | t                                   | gl     | Sig. (bilateral) | Diferencia de medias | Diferencia de error estándar | 95% de intervalo de confianza de la diferencia |          |
|     |                                |   |      |                                     |        |                  |                      |                              | Inferior                                       | Superior |
| I   | Se asumen varianzas iguales    | ,239  | ,630 | 1,768                               | 20     | ,092             | 7,36875              | 4,16699                      | -1,32344                                       | 16,06094 |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 1,612                               | 7,699  | ,147             | 7,36875              | 4,56990                      | -3,24154                                       | 17,97904 |
| pf1 | Se asumen varianzas iguales    | ,043  | ,837 | 1,516                               | 22     | ,144             | 1,37605              | ,90766                       | -,50631  | 3,25841  |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 1,450                               | 10,266 | ,177             | 1,37605              | ,94914                       | -,73137  | 3,48347  |
| pf2 | Se asumen varianzas iguales    | ,277  | ,604 | 1,690                               | 23     | ,105             | ,66971               | ,39625                       | -,14999  | 1,48940  |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 1,723                               | 14,478 | ,106             | ,66971               | ,38873                       | -,16146  | 1,50087  |
| df1 | Se asumen varianzas iguales    | ,523  | ,477 | 1,547                               | 22     | ,136             | 1,24722              | ,80614                       | -,42460  | 2,91905  |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 1,840                               | 12,244 | ,090             | 1,24722              | ,67784                       | -,22641  | 2,72085  |
| df2 | Se asumen varianzas iguales    | ,925  | ,347 | 1,871                               | 22     | ,075             | 1,62222              | ,86708                       | -,17599  | 3,42043  |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 2,554                               | 17,488 | ,020             | 1,62222              | ,63511                       | ,28509   | 2,95935  |
| df3 | Se asumen varianzas iguales    | ,000  | ,998 | ,619                                | 22     | ,542             | ,35667               | ,57586                       | -,83759  | 1,55093  |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | ,628                                | 8,806  | ,546             | ,35667               | ,56818                       | -,93298  | 1,64631  |

Tabla 10.12. Tabla de test de Levene para el fémur.

Estadísticas de grupo

| YACIMIENTO | N     | Media | Desviación estándar | Media de error estándar |
|------------|-------|-------|---------------------|-------------------------|
| I          | BAT-1 | 15    | 119,6120            | 7,43319                 |
|            | BAT-3 | 4     | 104,4450            | 12,43624                |
| pt1        | BAT-1 | 16    | 23,11               | 1,504                   |
|            | BAT-3 | 6     | 20,52               | 2,303                   |
| pt2        | BAT-1 | 16    | 22,3544             | 2,29428                 |
|            | BAT-3 | 6     | 19,9567             | 2,86399                 |
| pt3        | BAT-1 | 16    | 14,4350             | 2,80287                 |
|            | BAT-3 | 6     | 12,5667             | 1,48987                 |
| pt4        | BAT-1 | 15    | 13,9580             | 1,18623                 |
|            | BAT-3 | 6     | 12,1800             | 2,03883                 |
| dt1        | BAT-1 | 23    | 15,8565             | 1,17330                 |
|            | BAT-3 | 11    | 14,3909             | 1,13798                 |
| dt2        | BAT-1 | 23    | 10,9213             | ,81940                  |
|            | BAT-3 | 12    | 9,9725              | ,67197                  |
| dt3        | BAT-1 | 23    | 9,900               | ,8452                   |
|            | BAT-3 | 11    | 8,960               | ,7066                   |

Tabla 10.13. Tabla de la estadística descriptiva de la tibia de *Protictitherium crassum* de los yacimientos del Cerro de los Batallones 1 y 3.

**Prueba de muestras independientes**

|     |                                | Prueba de Levene de homogeneidad de varianzas |      | prueba t para la igualdad de medias |        |                  |                      |                              |  |          |
|-----|--------------------------------|---|------|-------------------------------------|--------|------------------|----------------------|------------------------------|--|----------|
|     |                                | F   | Sig. | t                                   | gl     | Sig. (bilateral) | Diferencia de medias | Diferencia de error estándar | 95% de intervalo de confianza de la diferencia |          |
|     |                                |   |      |                                     |        |                  |                      |                              | Inferior                                       | Superior |
| I   | Se asumen varianzas iguales    | 1,361   | ,259 | 3,159                               | 17     | ,006             | 15,16700             | 4,80122                      | 5,03731  | 25,29669 |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 2,331                               | 3,592  | ,088             | 15,16700             | 6,50757                      | -3,74017                                       | 34,07417 |
| pt1 | Se asumen varianzas iguales    | 1,123   | ,302 | 3,116                               | 20     | ,005             | 2,593                | ,832                         | ,857   | 4,329    |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 2,561                               | 6,670  | ,039             | 2,593                | 1,012                        | ,174   | 5,011    |
| pt2 | Se asumen varianzas iguales    | ,091  | ,766 | 2,045                               | 20     | ,054             | 2,39771              | 1,17245                      | -,04798  | 4,84339  |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 1,841                               | 7,550  | ,105             | 2,39771              | 1,30233                      | -,63689  | 5,43231  |
| pt3 | Se asumen varianzas iguales    | ,390  | ,539 | 1,537                               | 20     | ,140             | 1,86833              | 1,21550                      | -,66715  | 4,40381  |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 2,014                               | 17,062 | ,060             | 1,86833              | ,92788                       | -,08878  | 3,82544  |
| pt4 | Se asumen varianzas iguales    | 1,818   | ,193 | 2,522                               | 19     | ,021             | 1,77800              | ,70510                       | ,30220   | 3,25380  |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 2,005                               | 6,404  | ,089             | 1,77800              | ,88691                       | -,35946  | 3,91546  |
| dt1 | Se asumen varianzas iguales    | ,267  | ,609 | 3,439                               | 32     | ,002             | 1,46561              | ,42612                       | ,59764   | 2,33358  |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 3,478                               | 20,361 | ,002             | 1,46561              | ,42140                       | ,58757   | 2,34365  |
| dt2 | Se asumen varianzas iguales    | ,020  | ,888 | 3,445                               | 33     | ,002             | ,94880               | ,27541                       | ,38848   | 1,50912  |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 3,670                               | 26,664 | ,001             | ,94880               | ,25850                       | ,41810   | 1,47951  |
| dt3 | Se asumen varianzas iguales    | ,063  | ,803 | 3,189                               | 32     | ,003             | ,9404                | ,2949                        | ,3397  | 1,5412   |
|     | No se asumen varianzas iguales |   |      | 3,401                               | 23,390 | ,002             | ,9404                | ,2765                        | ,3690  | 1,5119   |

Tabla 10.14. Tabla de test de Levene para la tibia.

### Estadísticas de grupo

| codyac |       | N              | Media    | Desviación estándar | Media de error estándar |
|--------|-------|----------------|----------|---------------------|-------------------------|
| L      | BAT-1 | 6              | 109,2633 | 4,35705             | 1,77876                 |
|        | BAT-3 | 0 <sup>a</sup> |          |                     |                         |
| LP     | BAT-1 | 7              | 10,7271  | 1,29594             | ,48982                  |
|        | BAT-3 | 0 <sup>a</sup> |          |                     |                         |
| AP     | BAT-1 | 7              | 5,0671   | ,52217              | ,19736                  |
|        | BAT-3 | 0 <sup>a</sup> |          |                     |                         |
| LD     | BAT-1 | 16             | 9,2238   | ,88495              | ,22124                  |
|        | BAT-3 | 5              | 8,0320   | ,72206              | ,32291                  |
| AD     | BAT-1 | 17             | 5,4141   | ,58640              | ,14222                  |
|        | BAT-3 | 5              | 4,9500   | ,43898              | ,19632                  |

a. t no se puede calcular porque, como mínimo, uno de los grupos está vacío.

Tabla 10.15. Tabla de la estadística descriptiva de la fíbula de *Protictitherium crassum* de los yacimientos del Cerro de los Batallones 1 y 3.

### Prueba de muestras independientes

|    |                                | Prueba de Levene de homogeneidad de varianzas |      | prueba t para la igualdad de medias |       |                  |                      |                              |  |          |
|----|--------------------------------|---|------|-------------------------------------|-------|------------------|----------------------|------------------------------|--|----------|
|    |                                | F   | Sig. | t                                   | gl    | Sig. (bilateral) | Diferencia de medias | Diferencia de error estándar | 95% de intervalo de confianza de la diferencia |          |
|    |                                |   |      |                                     |       |                  |                      |                              | Inferior                                       | Superior |
| LD | Se asumen varianzas iguales    | ,266  | ,612 | 2,726                               | 19    | ,013             | 1,19175              | ,43716                       | ,27676   | 2,10674  |
|    | No se asumen varianzas iguales |   |      | 3,045                               | 8,157 | ,016             | 1,19175              | ,39143                       | ,29212   | 2,09138  |
| AD | Se asumen varianzas iguales    | 1,360   | ,257 | 1,629                               | 20    | ,119             | ,46412               | ,28491                       | -,13020  | 1,05843  |
|    | No se asumen varianzas iguales |   |      | 1,915                               | 8,701 | ,089             | ,46412               | ,24242                       | -,08716  | 1,01539  |

Tabla 10.16. Tabla de test de Levene para la fíbula.

Estadísticas de grupo

| YACIMIENTO |       | N  | Media   | Desviación estándar | Media de error estándar |
|------------|-------|----|---------|---------------------|-------------------------|
| anch       | BAT-1 | 22 | 13,6200 | ,88407              | ,18848                  |
|            | BAT-3 | 11 | 12,3273 | 1,08570             | ,32735                  |
| a2         | BAT-1 | 23 | 12,2009 | ,87899              | ,18328                  |
|            | BAT-3 | 11 | 10,8609 | ,52066              | ,15699                  |
| a3         | BAT-1 | 23 | 9,4539  | ,76521              | ,15956                  |
|            | BAT-3 | 11 | 8,3755  | ,41800              | ,12603                  |
| long       | BAT-1 | 22 | 17,2095 | ,88376              | ,18842                  |
|            | BAT-3 | 11 | 15,0382 | ,55101              | ,16614                  |
| lf         | BAT-1 | 22 | 11,6627 | 1,00165             | ,21355                  |
|            | BAT-3 | 11 | 10,0218 | ,53898              | ,16251                  |
| LT         | BAT-1 | 23 | 9,5587  | ,55677              | ,11609                  |
|            | BAT-3 | 11 | 8,2255  | ,39536              | ,11920                  |
| at         | BAT-1 | 22 | 6,7014  | ,66326              | ,14141                  |
|            | BAT-3 | 10 | 5,7990  | ,39329              | ,12437                  |

Tabla 10.17. Tabla de la estadística descriptiva del astrágalo de *Protictitherium crassum* de los yacimientos del Cerro de los Batallones 1 y 3.

**Prueba de muestras independientes**

|      |                                | Prueba de Levene de homogeneidad de varianzas |      | prueba t para la igualdad de medias |        |                  |                      |                              |  |          |
|------|--------------------------------|---|------|-------------------------------------|--------|------------------|----------------------|------------------------------|--|----------|
|      |                                | F   | Sig. | t                                   | gl     | Sig. (bilateral) | Diferencia de medias | Diferencia de error estándar | 95% de intervalo de confianza de la diferencia |          |
|      |                                |   |      |                                     |        |                  |                      |                              | Inferior                                       | Superior |
| anch | Se asumen varianzas iguales    | ,005  | ,947 | 3,670                               | 31     | ,001             | 1,29273              | ,35221                       | ,57440   | 2,01106  |
|      | No se asumen varianzas iguales |   |      | 3,422                               | 16,848 | ,003             | 1,29273              | ,37774                       | ,49523   | 2,09023  |
| a2   | Se asumen varianzas iguales    | 3,478   | ,071 | 4,658                               | 32     | ,000             | 1,33996              | ,28769                       | ,75395   | 1,92597  |
|      | No se asumen varianzas iguales |   |      | 5,553                               | 30,274 | ,000             | 1,33996              | ,24132                       | ,84730   | 1,83262  |
| a3   | Se asumen varianzas iguales    | 3,686   | ,064 | 4,351                               | 32     | ,000             | 1,07846              | ,24787                       | ,57357   | 1,58335  |
|      | No se asumen varianzas iguales |   |      | 5,304                               | 31,252 | ,000             | 1,07846              | ,20333                       | ,66390   | 1,49302  |
| long | Se asumen varianzas iguales    | 4,149   | ,050 | 7,426                               | 31     | ,000             | 2,17136              | ,29241                       | 1,57499  | 2,76774  |
|      | No se asumen varianzas iguales |   |      | 8,644                               | 29,236 | ,000             | 2,17136              | ,25120                       | 1,65778  | 2,68495  |
| lf   | Se asumen varianzas iguales    | 2,516   | ,123 | 5,053                               | 31     | ,000             | 1,64091              | ,32474                       | ,97859   | 2,30323  |
|      | No se asumen varianzas iguales |   |      | 6,115                               | 30,726 | ,000             | 1,64091              | ,26835                       | 1,09340  | 2,18842  |
| LT   | Se asumen varianzas iguales    | 7,344   | ,011 | 7,106                               | 32     | ,000             | 1,33324              | ,18763                       | ,95105   | 1,71543  |
|      | No se asumen varianzas iguales |   |      | 8,012                               | 26,947 | ,000             | 1,33324              | ,16640                       | ,99179   | 1,67469  |
| at   | Se asumen varianzas iguales    | 2,514   | ,123 | 3,975                               | 30     | ,000             | ,90236               | ,22703                       | ,43871   | 1,36601  |
|      | No se asumen varianzas iguales |   |      | 4,792                               | 27,567 | ,000             | ,90236               | ,18832                       | ,51634   | 1,28839  |

Tabla 10.18. Tabla de test de Levene para el astrágalo.

Estadísticas de grupo

| codyac |       | N  | Media   | Desviación estándar | Media de error estándar |
|--------|-------|----|---------|---------------------|-------------------------|
| long   | BAT-1 | 19 | 28,9974 | 1,47997             | ,33953                  |
|        | BAT-3 | 6  | 26,1933 | 1,13812             | ,46463                  |
| h      | BAT-1 | 19 | 15,6074 | 1,04443             | ,23961                  |
|        | BAT-3 | 7  | 14,7686 | ,79899              | ,30199                  |
| lfd    | BAT-1 | 19 | 8,3516  | ,54155              | ,12424                  |
|        | BAT-3 | 7  | 7,6157  | ,97350              | ,36795                  |
| anch   | BAT-1 | 18 | 13,2783 | ,93334              | ,21999                  |
|        | BAT-3 | 7  | 11,6800 | ,64016              | ,24196                  |
| LT     | BAT-1 | 19 | 10,3153 | ,54799              | ,12572                  |
|        | BAT-3 | 5  | 9,3440  | ,59723              | ,26709                  |
| at     | BAT-1 | 19 | 7,6258  | ,37009              | ,08491                  |
|        | BAT-3 | 6  | 6,5650  | ,52641              | ,21491                  |

Tabla 10.19. Tabla de la estadística descriptiva del calcáneo de *Protictitherium crassum* de los yacimientos del Cerro de los Batallones 1 y 3.

**Prueba de muestras independientes**

|      |                                | Prueba de Levene de homogeneidad de varianzas |      | prueba t para la igualdad de medias |        |                  |                      |                              |  |          |
|------|--------------------------------|---|------|-------------------------------------|--------|------------------|----------------------|------------------------------|--|----------|
|      |                                | F   | Sig. | t                                   | gl     | Sig. (bilateral) | Diferencia de medias | Diferencia de error estándar | 95% de intervalo de confianza de la diferencia |          |
|      |                                |   |      |                                     |        |                  |                      |                              | Inferior                                       | Superior |
| long | Se asumen varianzas iguales    | ,833  | ,371 | 4,239                               | 23     | ,000             | 2,80404              | ,66156                       | 1,43549  | 4,17258  |
|      | No se asumen varianzas iguales |   |      | 4,873                               | 10,902 | ,001             | 2,80404              | ,57547                       | 1,53605  | 4,07202  |
| h    | Se asumen varianzas iguales    | ,470  | ,500 | 1,919                               | 24     | ,067             | ,83880               | ,43719                       | -,06352  | 1,74111  |
|      | No se asumen varianzas iguales |   |      | 2,176                               | 14,073 | ,047             | ,83880               | ,38550                       | ,01239   | 1,66521  |
| lfd  | Se asumen varianzas iguales    | 3,632   | ,069 | 2,462                               | 24     | ,021             | ,73586               | ,29886                       | ,11905   | 1,35268  |
|      | No se asumen varianzas iguales |   |      | 1,895                               | 7,414  | ,098             | ,73586               | ,38836                       | -,17216  | 1,64389  |
| anch | Se asumen varianzas iguales    | 1,381   | ,252 | 4,141                               | 23     | ,000             | 1,59833              | ,38596                       | ,79991   | 2,39675  |
|      | No se asumen varianzas iguales |   |      | 4,888                               | 16,130 | ,000             | 1,59833              | ,32702                       | ,90555   | 2,29112  |
| LT   | Se asumen varianzas iguales    | ,324  | ,575 | 3,468                               | 22     | ,002             | ,97126               | ,28010                       | ,39038   | 1,55215  |
|      | No se asumen varianzas iguales |   |      | 3,290                               | 5,904  | ,017             | ,97126               | ,29520                       | ,24610   | 1,69643  |
| at   | Se asumen varianzas iguales    | 1,239   | ,277 | 5,536                               | 23     | ,000             | 1,06079              | ,19162                       | ,66439   | 1,45719  |
|      | No se asumen varianzas iguales |   |      | 4,591                               | 6,638  | ,003             | 1,06079              | ,23107                       | ,50829   | 1,61329  |

Tabla 10.20. Tabla de test de Levene para el calcáneo.



